



UNIVERSITE DE LA REUNION
Faculté des Sciences et Technologie
Ecole Doctorale Sciences, Technologies et Santé

Et

UNIVERSITE D'ANTANANARIVO
Facultés des Sciences
Ecole Doctorale Sciences de la Vie et de l'Environnement
Spécialité Entomologie

THESE

En Cotutelle en vue de l'obtention du grade de

Docteur en Sciences

Discipline : *Biologie Animale, spécialité Entomologie Agricole*

Etude écologique des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) nuisibles aux cultures fruitières aux Comores

par

ISSA Mze Hassani

Soutenue le 19 janvier 2017 devant le jury composé de :

Bernard REYNAUD, Professeur, Université de La Réunion
Aruna MANRAKHAN, Chercheur, Citrus Research International
Marc DE MEYER, Chercheur, Royal Museum for Central Africa
Victor JEANNODA, Professeur, Université d'Antananarivo
Lala RAVELOSON RAVAOMANARIVO, Professeur, Université d'Antananarivo
Pierre-François DUYCK, Chercheur, PVBMT, CIRAD

Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Directrice
Co-directeur

« La logique est l'art de bien conduire sa raison dans la connaissance des choses tant pour s'instruire soi-même que pour en instruire les autres. »

Anonyme

« Ce qui est bref et bon est deux fois bon. »

Baltasar Gracian

Résumé

De nombreuses invasions par les mouches des fruits de la famille des Tephritidae sont observées dans le monde. C'est notamment le cas aux Comores, de par sa position géographique et de ses importations de produits frais depuis les pays voisins. Afin de déterminer les stratégies nécessaires permettant de diminuer les populations de plusieurs espèces de cette famille, il est indispensable de disposer d'un état des lieux sur l'écologie et la distribution des espèces présentes dans l'archipel.

Les objectifs de cette thèse étaient : i) d'inventorier les espèces de Tephritidae présentes aux Comores et d'analyser les fluctuations saisonnières des populations en lien avec les facteurs climatiques et la phénologie des principales plantes-hôtes, ii) de déterminer la gamme de plantes-hôtes des principales espèces et iii) d'inventorier les parasitoïdes indigènes des Tephritidae et de suivre l'acclimatation du parasitoïde *Fopius arisanus* introduit à partir de 2013. Afin de mener à bien ces objectifs, un suivi hebdomadaire d'un réseau de piégeage ainsi que la phénologie des plantes présentes dans les îles Grande-Comore, Mohéli et Anjouan, a été réalisé durant une période de deux ans. De même, des fruits cultivés et sauvages ont été échantillonnés dans différentes régions de la diversité écoclimatique de l'île de la Grande-Comore durant une période de trois ans.

Cinq espèces de mouches de fruits ont été retrouvées dans l'ensemble de l'archipel à partir du réseau de piégeage : *Bactrocera dorsalis*, *Ceratitis capitata*, *Dacus bivittatus*, *Dacus punctatifrons* et *Dacus ciliatus*. Une forte dominance de l'espèce envahissante *B. dorsalis* a été observée à toutes les saisons et dans tous les sites. La densité des espèces de Tephritidae était plus importante durant la saison chaude et humide que pendant la saison fraîche et sèche. De plus, les résultats ont montré une forte abondance de *B. dorsalis* dans les régions humides de basses altitudes alors que *C. capitata*, subsiste dans les régions sèches et d'altitude plus élevée. Les résultats suggèrent un phénomène de séparation de niches entre ces deux espèces liées au climat.

Parmi 42 espèces de fruits échantillonnées apparentant à 22 familles de plantes, 22 fruits de 11 familles étaient infestés par des Tephritidae. Six espèces de mouches des fruits ont émergé des fruits échantillonnés avec une large dominance (91%) de *B. dorsalis*. Cette dernière espèce occupe une large gamme de plantes-hôtes (16 espèces), utilisant des fruits préalablement infestés par *C. capitata*.

Quatre espèces de parasitoïdes de la famille des Braconidae, sous-famille d'Opiinae ont émergé des fruits dont l'espèce introduite *F. arisanus*. Cependant, très peu d'individus ont été retrouvés pour le moment et il sera nécessaire de suivre l'acclimatation du parasitoïde, en termes de taux de parasitisme, de distribution et de gamme de fruit et d'espèces de Tephritidae hôtes.

Mots clés : Comores, *B. dorsalis*, Tephritidae, Braconidae, niche écologique, plantes-hôtes

Summary

Numerous invasions by fruit flies of the Tephritidae family are observed worldwide. This is particularly the case in Comoros, because of its geographical position and its imports of fresh products from neighboring countries. In order to determine the strategies necessary to reduce the populations of several species of this family, it is essential to have a current status on the ecology and distribution of the species present in the archipelago.

The objectives of this thesis were to: (i) conduct an inventory of the fruit fly species present in Comoros and analyze the seasonal fluctuations of populations in relation to climatic factors and phenology of the main host plants, (ii) determine the range of host plants of the main species and (iii) conduct an inventory of the indigenous parasitoids of fruit flies and follow the acclimatization of the parasitoid *Fopius arisanus* introduced since 2013. In order to achieve these objectives, a weekly monitoring of a trapping network as well as plants phenology present in Grande-Comore, Mohéli and Anjouan islands was carried out during a period of two years. Similarly, cultivated and wild fruits were sampled in different regions of the ecoclimatic diversity of Grande-Comore island during a period of three years.

Five fruit fly species were found throughout the archipelago from the trapping network: *Bactrocera dorsalis*, *Ceratitis capitata*, *Dacus bivittatus*, *Dacus punctatifrons* and *Dacus ciliatus*. High dominance of the invasive species *B. dorsalis* was observed at all seasons and at all sites. The density of fruit fly species was greater during the hot and wet season than during the cool and dry season. In addition, the results showed a high abundance of *B. dorsalis* in humid regions of low altitudes while *C. capitata*, persists in dry regions of higher elevation. The results suggest a niche separation phenomenon between these two species related to climate.

Among 42 fruit species sampled from 22 plant families, 22 fruits belonging to 11 families were infested with Tephritidae. Six fruit fly species have emerged with a large dominance (91%) of *B. dorsalis*. The latter species occupies a wide range of host plants (16 species), using fruits previously infested with *C. capitata*.

Four parasitoids species of the Braconidae family, subfamily Opiinae have emerged in fruits including introduced species *F. arisanus*. However, very few individuals have been found at this time and it will be necessary to follow acclimatization of the parasitoid in terms of parasitism rates, distribution and host fruit and fruit fly species range.

Key words: Comoros, *B. dorsalis*, Tephritidae, Braconidae, ecological niche, host plants

Remerciements

Cette thèse est le fruit de l'intervention de nombreuses personnes et organismes, soit à travers un appui scientifique, financier ou un soutien moral et affectif. Qu'elles trouvent toutes dans ces lignes l'expression de ma reconnaissance la plus sincère. Je rends grâce à « Allah, tout puissant et Miséricorde » sans qui rien n'est possible.

Je voudrais rendre hommage au Dr Serge Quilici, chercheur au Pôle de Protection des Plantes (CIRAD La Réunion) et ancien 'Albatros' du TEAM Fly. Initiateur de ce projet et mon ex-Directeur de thèse, merci Serge de m'avoir confié ce travail si pertinent et de m'avoir donné goût au sujet des Tephritidae, malgré la tempête qui t'a emporté en mars 2015 avant la fin de cette thèse, repose en paix !!! Serge, était un grand homme au grand cœur et aux grandes valeurs humaines particulières, mais comme disait l'adage comorien « un très bon arbre ne reste pas longtemps dans la forêt ». Comme disait également un proverbe africain « celui qui a planté un arbre avant de mourir n'a pas vécu inutilement », Serge, tu en as planté des centaines, tu es parti mais tu resteras toujours dans nos annales, nos cœurs et âmes !!!

J'aimerais par la suite remercier mes deux directeurs de thèses : Mme Lala Raveloson de m'avoir enseigné, encadré et guidé même de loin jusqu'à arriver à cette fin de thèse ; et Pierre-François Duyck pour la rigueur qu'il a apporté à ce travail, sa fermeté dans les remarques et corrections. Merci Pierre de m'avoir fait partager ton regard d'expérience sur l'écologie et les compétitions interspécifiques. C'était un réel plaisir de travailler avec toi bien que j'ai eu peur au début que tu me laisses tomber dans une ravine, mais tu ne l'as pas fait et merci mon cher ami.

Je remercie particulièrement Hélène Délatte et Marc De Meyer de m'avoir guidé dans mes réflexions sur les mouches, les échanges dans mes comités de thèses et toutes les relectures du manuscrit. Marc, merci de m'avoir partagé ton talent sur la taxonomie des Tephritidae.

Je souhaiterais adresser mes plus vifs remerciements à Bernard Reynaud, Directeur de l'UMR PVBMT et Asanou Mohadji, ancien Directeur Général de l'INRAPE, pour m'avoir ouvert les portes de leur laboratoire de recherche et me faciliter les démarches administratives. Merci Bernard pour la confiance que tu m'as témoignée pour ce travail et de m'avoir aidé à obtenir tous les financements. Egalement, merci au CIRAD et la Région Réunion pour les financements de ma bourse de thèse et de mon budget de fonctionnement ; l'IRD et Campus France pour la gestion de la bourse et de la mobilité.

Je voudrais remercier également l'ensemble du jury de cette thèse notamment à Victor JEANNODA, Directeur de l'Ecole Doctorale Sciences de la vie et de l'Environnement de l'Université d'Antananarivo et Aruna MANRAKHAN, Chercheur, Citrus Research International d'avoir examiné la qualité de mon travail.

Je voudrais remercier tous mes collègues qui m'ont beaucoup aidé au début de cette thèse : Coline Brunet, Jim Payet et Serge Glénac pour la discussion des protocoles et les petits secrets pour l'élevage des mouches et des parasitoides. Merci à Coline et Emeric, son mari, de m'avoir fait visiter les plages et les ruches de La Réunion. Voilà, depuis votre retour en Métropole, je suis bien cloué dans ma case derrière les champs de cannes.

Merci à l'équipe 'R', Fred et Agathe de m'avoir initié à R et montré l'importance des saisies de données du terrain.

J'aimerais vraiment remercier deux collègues : Antoine Jorcin, un ancien collègue de classe en M2 d'Entomologie, qui m'a mis en contact avec Serge, et Emmanuel Jouen du Cirad qui en mission aux Comores en mars 2012, a accepté de plaider encore mon souhait devant Serge et Bernard.

Merci à toutes nos gestionnaires et assistantes : Magalie, Virginie, Océane, Cynthia, Chantal et Micheline pour votre accueil, votre sourire et la gestion de mon dossier. A tout le 3P pour votre accueil, le bonjour, le comment ça avance ou simplement pour les petits bisous. Justement, pour les cadeaux, merci à mon ami et gentlemen Jean-Philippe Deguine pour les manuels d'agroécologie et pour les blagues aussi. Bon, je vais changer d'adresse, donc n'oublie pas de m'envoyer les nouvelles éditions ?

Une personne spéciale pour qui j'ai du mal à trouver le mot exact pour lui dire merci, avant tout une très bonne amie et aujourd'hui ma chère épouse, Salima Nouhou, je ne sais pas comment j'aurai pu faire tout ça si tu n'étais pas là, les comptages des mouches, les collectes des fruits, les tamisages,... surtout lors de mes séjours à La Réunion. Mes collègues qui m'ont beaucoup aidé sur le terrain, Ibrahim Abdou à Mohéli, Combo et Nassimoudine à Anjouan, et aux agriculteurs qui nous ont mis à disposition leurs parcelles et vergers, à vous tous merci.

Spéciale dédicasse à toute ma famille pour leur soutien durant toutes mes études. Mes frères Youssouf Said Mze, Mmadi Ibrahima et Abdillah Dafiné, merci pour votre aide aux moments dont j'en avais le plus besoin. A mes chères soeurs Zainaba et Echata, je vous aime et merci pour tout. A ma maman, la plus douce, la plus gentille, la plus intelligente et

ambitieuse, bon la meilleure maman du monde. Soit contente dans ton petit coin de paradis, je réalise ton souhait maman. Enfin, encore merci à ma chère épouse Salima pour ta patience et d'avoir compris l'importance de te laisser seule pendant sept longs mois en ce moment particulier.

Table des matières

Résumé	1
Summary	2
Remerciements	3
Glossaire.....	8
Introduction générale.....	10
Chapitre I - Synthèse bibliographique : Les Tephritidae ravageurs des cultures aux Comores	14
I- Contexte des Comores	14
1. Présentation de l'Union des Comores.....	14
2. Les espèces de mouches des fruits nuisibles aux Comores	17
II- Ecologie des Tephritidae et de leurs ennemis naturels	27
1. Ecologie des Tephritidae	27
2. <i>Fopius arisanus</i> : un agent de lutte biologique contre les Tephritidae.....	32
Objectifs	40
Chapitre II - Influence des facteurs climatiques sur la distribution et la dynamique des Tephritidae aux Comores	42
Résumé	42
Chapitre III – Gammes de plantes hôtes des différentes espèces de Tephritidae présentes aux Comores	55
Résumé	55
Dominance of the invasive <i>Bactrocera dorsalis</i> among tephritids in host fruits in Comoros.....	57
Abstract	58
Materials and methods	62
Results	65
Discussion.....	71
Conclusion	75
Acknowledgements.....	76
References.....	77
Supporting Information	82
Chapitre IV- Lâchers et suivi de l'acclimatation du parasitoïde <i>Fopius arisanus</i> aux Comores	85
Introduction.....	85
Matériel et méthodes.....	86
Résultats	91
Discussion	92
Discussion générale.....	96

Conclusion générale et perspectives.....	105
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	108
Annexe 1.....	120

Glossaire

Espèce monophage : espèce dont le régime alimentaire se restreint à une seule espèce.

Espèce sténophage : espèce au régime alimentaire spécialisé à un seul genre.

Espèce oligophage : espèce dont le régime alimentaire se restreint à une seule famille.

Espèce polyphage : espèce dont le régime alimentaire comprend plusieurs familles.

Parasitoïde : organisme qui se développe sur ou à l'intérieur d'un autre organisme dit « hôte », mais qui tue inévitablement ce dernier au cours de ce développement ou à la fin de ce développement.

Parasitoïde ovo-pupal : parasitoïde qui attaque son hôte au stade d'œuf et se développe au dépend de celui-ci jusqu'au stade pupal.

Parasitoïde solitaire : parasitoïde qui pond un seul œuf dans l'œuf ou la larve de son hôte.

Parasitoïde koïnobionte : parasitoïde dont l'adulte ne paralyse pas et ne tue pas son hôte lors de la ponte.

Introduction générale

Introduction générale

Dans le monde entier, les espèces envahissantes constituent une menace sérieuse pour l'économie, l'environnement et la santé (Pimentel *et al.*, 2005). Ces invasions biologiques sont actuellement considérées comme une composante majeure du changement global (Vitousek *et al.*, 1996). En raison du développement de l'agriculture et du commerce des produits agricoles, les invasions par les insectes phytophages sont en augmentation (Guillemaud *et al.*, 2011). Après installation d'une espèce exotique, son élimination est souvent difficile, voire impossible et la mise en place de méthodes de lutte, quand elle est possible, est coûteuse et complexe (Kolar & Lodge, 2001). La prévention et la surveillance des invasions par de nouvelles espèces sont ainsi des éléments majeurs à mettre en place et à renforcer pour chaque pays. Les invasions d'espèces exotiques nuisibles pour l'agriculture posent des problèmes pour la sécurité alimentaire des pays en développement où les moyens économiques et humains sont très limités face à de tels enjeux.

Parmi les insectes phytophages, de nombreuses espèces de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) sont envahissantes et provoquent des pertes économiques importantes. Elles comprennent plus de 5000 espèces dont le tiers se développent dans les fruits frais (White & Elson-Harris, 1992). Malgré les contrôles de quarantaine stricts, un grand nombre d'invasions par des mouches des fruits polyphages a été observé dans les cultures fruitières de la plupart des zones tropicales et subtropicales (Duyck *et al.*, 2004, Clarke *et al.*, 2005). En Afrique, les invasions par les Tephritidae causent des pertes économiques énormes bien que le développement des cultures fruitières et légumières présente plusieurs opportunités (Ekesi *et al.*, 2016). Chaque année sur le continent africain, environ deux millions de tonnes de mangues sont produites malgré la perte de 30 à 50 % de cette production à cause des mouches des fruits (Ekesi *et al.*, 2006, Goergen *et al.*, 2011). La filière horticole en Afrique emploie directement et indirectement jusqu'à 40 millions de personnes (World Bank, 2008). Classés comme ravageurs de quarantaine dans les échanges internationaux de produits agricoles, les mouches des fruits constituent également un facteur limitant les exportations de fruits et légumes pour certains pays et accroissent leurs coûts à l'exportation du fait des traitements de désinfection appliqués (Ouedraogo, 2011).

Déjà mis à mal par les espèces indigènes du continent, le problème est aggravé avec l'arrivée d'espèces exotiques envahissantes polyphages comme *Bactrocera dorsalis*, initialement décrite comme *B. invadens* (Schutze *et al.*, 2015). Dans les dernières décennies,

plusieurs espèces du genre *Bactrocera* ont été introduites accidentellement dans différentes régions du monde où des industries fruitières sont établies, souvent avec des conséquences économiques majeures (De Meyer *et al.*, 2010). Les mouches des fruits sont connues pour leur propagation à travers les mouvements des produits infestés liés à la faiblesse des systèmes de contrôle et de surveillance phytosanitaire des exportations de fruits et légumes entre les pays (Mwatawala *et al.*, 2004). L'impact causé par l'introduction accidentelle et la dispersion de *B. dorsalis* sur la production fruitière en Afrique tropicale est colossale (Goergen *et al.*, 2011). *Bactrocera dorsalis* est une espèce très polyphage attaquant jusqu'à 124 espèces de plantes appartenant à 42 familles en Asie tropicale (Clarke *et al.*, 2005).

Les invasions par des mouches des fruits entraînent des changements sur la structure de la communauté des Tephritidae résidentes notamment par des déplacements compétitifs entre espèces (Duyck *et al.*, 2004, Duyck *et al.*, 2006b, Ekesi *et al.*, 2009). Ces déplacements résultent en l'exclusion ou la diminution d'abondance des espèces résidentes sur une partie de leur aire de répartition ou de leur gamme de plantes-hôtes. Par exemple, à La Réunion, les invasions successives par *C. capitata*, *C. rosa* et *B. zonata* ont réduit les populations de l'espèce indigène *C. catovirii*, qui devient de plus en plus rare et probablement en voie d'extinction (Duyck *et al.*, 2004, Duyck *et al.*, 2006b). A Hawaï, suite à l'invasion par *B. dorsalis*, les populations de *C. capitata* sont restreintes en haute altitude où *B. dorsalis* n'est pas observée (Vargas *et al.*, 1995). En raison de l'invasion de *B. dorsalis* au Kenya, des espèces telles que *C. cosyra* sont sur le point de disparaître pour des altitudes inférieures à 200 m au-dessus du niveau de la mer (Ekesi *et al.*, 2009).

La relation entre les mouches des fruits et leur gamme de plantes-hôtes a été étudiée dans de nombreuses régions du monde, notamment en Afrique continentale et sur les îles de l'Océan Indien. De Meyer *et al.* (2002) ont fourni une liste de plantes-hôtes de la région afro-tropicale pour le genre *Ceratitis*. Des études sur les Tephritidae et leur gamme d'hôtes ont eu lieu au Kenya (Copeland *et al.*, 2002, Rwomushana *et al.*, 2008a), en Tanzanie (Mwatawala *et al.*, 2006a, Mwatawala *et al.*, 2009) et sur les îles de La Réunion, Maurice et Seychelles (Quilici & Jeuffrault, 2001). De telles études détaillées sur l'écologie des Tephritidae et leur gamme de plantes-hôtes n'ont pas été conduites sur les îles Comores. Quelques études préliminaires réalisées ont cependant mentionné certaines plantes-hôtes des Tephritidae dans l'archipel (Quilici, 1996, Kassim *et al.*, 2000, Wuster, 2005, De Meyer *et al.*, 2012) mais la distribution géographique, les gammes de plantes-hôtes et les ennemis naturels des Tephritidae des Comores sont inconnus.

La gestion durable de ces nuisibles nécessite une connaissance précise des espèces présentes et de leur gamme de plantes-hôtes (Aluja, 1996). Les échantillonnages et incubations de fruits sont les éléments fiables pour étudier la diversité spécifique des mouches des fruits et leur gamme des plantes-hôtes dans un endroit donné (Copeland *et al.*, 2004, Copeland *et al.*, 2009). Ces éléments devront également être combinés avec les connaissances des autres facteurs environnementaux afin de déterminer ceux qui influencent la bioécologie des espèces. Parmi les méthodes de lutte disponibles contre les Tephritidae, l'utilisation de parasitoïdes, notamment de la famille des Braconidae, sous-famille des Opiinae, a été utilisée dans différentes régions du monde (Wharton, 1989, Knipling, 1992, Sivinski, 1996). Cette lutte biologique permet une diminution des populations de Tephritidae dans les plantes cultivées et sauvages. Plusieurs études ont montré que la multiplication des lâchers de ces parasitoïdes peut diminuer drastiquement les populations de mouches des fruits (Rousse *et al.*, 2005). Dans le cas des Comores, où les plantes-hôtes des mouches des fruits sont nombreuses et très dispersées dans les différentes zones et altitudes, l'introduction du parasitoïde ovopupal *Fopius arisanus* (Braconidae : Opiinae) est une méthode de lutte prometteuse.

L'objectif général de cette thèse est de disposer d'un état de lieu bien précis sur l'écologie et la distribution des différentes espèces des Tephritidae présente sur l'archipel des Comores. Cet objectif se divise en trois objectifs spécifiques qui sont : (i) Connaître les espèces de Tephritidae présentes aux Comores et leur dynamique saisonnière et temporelle en relation avec les facteurs climatiques et la phénologie des plantes-hôtes ; (ii) déterminer la gamme de plantes-hôtes des principales espèces et (iii) inventorier les parasitoïdes indigènes des Tephritidae et suivre l'acclimatation du parasitoïde *F. arisanus* introduit de 2013 à 2015.

Cette thèse sera divisée en quatre chapitres afin d'atteindre ces objectifs : un premier chapitre de synthèse bibliographique sur les connaissances générales des Tephritidae et leurs parasitoïdes. Le deuxième chapitre concerne l'influence des conditions climatiques sur les populations des différentes espèces de Tephritidae des Comores. Dans le troisième chapitre, la gamme de plantes hôtes des différentes espèces de Tephritidae sera présentée. Dans le quatrième chapitre, l'historique des lâchers et le suivi de l'acclimatation du parasitoïde ovopupal *F. arisanus* seront décrits. Nous terminerons par la discussion et la conclusion générale.

Chapitre I - Synthèse bibliographique : Les Tephritidae ravageurs des cultures aux Comores

Chapitre I - Synthèse bibliographique : Les Tephritidae ravageurs des cultures aux Comores

I- Contexte des Comores

1. Présentation de l'Union des Comores

Situation géographique

L'archipel des Comores est situé dans le canal de Mozambique dans l'océan Indien, entre le continent africain et Madagascar ($11^{\circ}23'-13^{\circ}00'S$ $43^{\circ}13'-45^{\circ}18'E$). Il comprend un groupe de quatre îles principales, dont l'une, Mayotte établie comme département français en 2011. Les trois autres îles, Grande Comore, Mohéli et Anjouan forment l'État indépendant de l'Union des Comores. L'île principale est la Grande-Comore, où se trouve la capitale Moroni, principal port d'entrée. La superficie totale des trois îles est de 1660 km² dont 1025 km² pour la Grande-Comore, 424 km² pour Anjouan et 211 km² pour Mohéli. L'archipel des Comores est d'origine volcanique avec des âges estimés à $2,69 \pm 0,20$; $1,18 \pm 0,03$ et $0,13 \pm 0,02$ millions d'années pour Mohéli, Anjouan, et Grande-Comore, respectivement (Emerick & Duncan, 1982).



Figure 1.1. Localisation géographique de l'archipel des Comores (Herfaut, 2005)

La Grande-Comore est située à 700 km du côté septentrional de Madagascar et à 300 km du côté oriental de Mozambique. Par rapport aux autres îles de l'archipel, elle se situe à 40 km de Mohéli, 80 km d'Anjouan et 200 km de Mayotte. Elle est constituée de deux volcans boucliers représentés par le massif de la Grille au Nord et le massif du Karthala au Sud. Ce dernier est toujours en activité dont la dernière éruption date de janvier 2007. Le mont Karthala culmine à 2361 m et s'étend sur l'île de 30 km de long et 15 km de large. Le massif de la Grille est localisé au Nord de l'île de la Grande-Comore et culmine 1087 m d'altitude. Il occupe le tiers de l'île et renferme un volcan en dormance hérissée d'un dôme entouré de 120 cônes stromboliens. Les volcans qui constituent les îles de Mohéli et d'Anjouan ont atteint un stade de maturation avancé et sont profondément érodés.

Le climat de l'Union des Comores est de type tropical humide sous influence océanique. La température moyenne varie entre 25°C et 28°C à basse altitude et diminue de 0,7°C par 100 m d'altitude (Anllaouddine, 2009). Le climat présente des contrastes locaux marqués par des micro-climats du fait de l'influence du relief sur les différentes composantes climatiques en particulier, la pluviométrie. Ces microclimats se présentent aux Comores à cause des versants aux vents (versant Ouest) et des versants sous vents (versant Est) arrosés différemment. Les versants tournés face au Nord et au Nord-Ouest sont les plus arrosés.

Le climat des Comores est également caractérisé par deux saisons : une saison chaude et pluvieuse de Décembre à Avril qui correspond à l'été austral, arrosé par les vents de mousson de Nord-Ouest; et une saison fraîche et sèche de Mai à Novembre, correspondant à la saison des alizés (Adjanohoun *et al.*, 1982, Hassani-El-Barwane, 2010). La saison chaude et pluvieuse se caractérise également par des orages assez fréquents et par quelques épisodes fortement perturbés dus à la présence de dépressions tropicales à proximité de l'archipel. En zone côtière, la température moyenne est de 27 °C (minimum 23° C, maximum 35 °C). Pendant cette période pluvieuse, les Comores peuvent être le siège des cyclones tropicaux venant du canal de Mozambique. La saison fraîche et sèche est caractérisée par des températures moyennes variant entre 23 et 27°C (minimum entre 14° C et 15 °C sur les hauteurs) (Mohamed & Micheline, 1993). Dans l'ensemble des îles, la pluviométrie annuelle est comprise entre 1000 mm et 5000 mm suivant les régions. Elle est inégalement répartie dans le temps et dans l'espace suivant l'altitude et l'exposition aux vents dominants. Dans les îles de Mohéli et Anjouan, les précipitations maximales se situent entre 2500 et 4000 mm, tandis qu'à la Grande-Comore les précipitations dépassent 4000 mm par an au niveau de la forêt du Karthala située dans le versant Ouest de l'île.

L'agriculture comorienne

Le secteur agricole aux Comores représente environ 40% du PIB et il est essentiellement vivrier. Il occupe la très grande majorité de la population en contribuant d'une façon remarquable aux revenus des ménages et fournit une grande part des produits consommés par la population. L'agriculture emploie près de 80 % de la population active et couvre près de 90% des recettes des exportations. Environ 80% de la production agricole est essentiellement destiné à la consommation locale. Les principales cultures horticoles visant l'export sont les produits de rente telle la vanille (*Vanilla planifolia*), le girofle (*Syzygium aromaticum*) et l'ylang-ylang (*Cananga odorata*) (Louette *et al.*, 2004). Par ailleurs, depuis plusieurs années les recettes d'exportation de ces principales cultures de rente sont en baisse du fait de la concurrence sur les marchés internationaux. Cependant, la culture de la vanille est restaurée progressivement avec un passage de la production de 30 tonnes en 2010 à plus de 50 tonnes en 2011 (UCCIA, 2012). La grande variété de fruits et légumes cultivés dans l'archipel est consommée localement. Les fruits les plus consommés sont les fruits à pain, les mangues, les oranges, les jacques, les bananes et les annones tandis que les légumes consommés sont principalement les tomates et les piments devant les courgettes, les concombres et les aubergines.

Les ravageurs des cultures aux Comores

Suite à l'augmentation des importations des produits agricoles frais et à la faible capacité de surveillance phytosanitaire dans les frontières, les Comores ont subi différentes invasions par des espèces nuisibles ces deux dernières décennies. C'est le cas de l'aleurode du cocotier (*Aleurotrachelus atratus*) qui a envahi les Comores en 2002 provoquant la chute de la production de noix de cocos d'environ 50% (Borowiec *et al.*, 2010, Hassani *et al.*, 2013). En 2010, la cochenille du papayer *Paracoccus marginatus* a envahi les Comores et attaqué 95 % des cultures du papayer. La teigne du chou, *Plutella xylostella* est également un ravageur important aux Comores. En plus des insectes, différentes bactéries, virus et champignons posent également des problèmes importants, comme les bactéries *Ralstonia solanacearum* sur tomate et aubergine et les espèces de *Xanthomonas* associés à la galle bactérienne sur tomate et piments (Hamza, 2010), le virus de la mosaïque du manioc (East African Cassava Mosaic Virus) (Lefeuvre *et al.*, 2007) ou les champignons *Phytophthora colocasiae* sur taro et la cercosporiose noire *Mycosphaerella fijiensis* sur bananier (Fouré, 1997). Les mouches des

fruits de la famille des Tephritidae causent souvent les dégâts très importants sur la plupart des fruits et légumes et seront détaillés dans la partie suivante.

2. Les espèces de mouches des fruits nuisibles aux Comores

Inventaire et taxonomie

Les mouches des fruits appartiennent à la famille des Tephritidae (Ordre : Diptera, Sous-ordre : Brachycera, Division : Cyclorhapha, Groupe : Schizophora, Section : Haplostomata, Super-famille : Tephritoidea, Famille : Tephritidae) qui compte environ 5000 espèces, réparties dans 500 genres (White & Elson-Harris, 1992). Toutes les espèces de cette famille ne sont pas des ravageurs de fruits, certains taxons tels la sous-famille des Trypetinae s'attaquent aux fleurs surtout de la famille d'Asteraceae. D'autres comme la sous-tribu des Gastrozonina sont des ravageurs des tissus parenchymateux des feuilles, des tiges ou des racines (White & Elson-Harris, 1992).

Lors de son étude dans l'archipel des Comores, Aubert (1984), avait souligné que « une des premières remarques qu'il convient de faire à propos de la production fruitière de l'archipel des Comores est l'absence de mouches des fruits ». Sur des goyaviers de Chine, seules des attaques de drosophiles sur des fruits ayant atteint le stade de la surmaturité, ont pu être observées, a-t-il continué. Ceci laisse supposer que les invasions par les mouches des fruits sont récentes sur l'archipel. Cependant, des études approfondies sur les mouches des fruits et légumes des Comores sont fragmentaires et la plus détaillée ne date que de 2012 (De Meyer *et al.*, 2012).

La seule espèce d'importance économique signalée sur les cultures fruitières était la mouche Méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* (Kassim *et al.*, 2000). La présence de la mouche des Cucurbitacées, *Zeugodacus Cucurbitae* a été signalée (Kassim *et al.*, 2000), sans être confirmée par les récentes études. En 2005, une nouvelle espèce invasive d'origine asiatique, *Bactrocera dorsalis*, est apparue sur l'archipel (De Meyer *et al.*, 2012) où elle s'est rapidement propagée et a accentué les dégâts sur les cultures fruitières. Comme dans son aire d'origine ou en Afrique qu'elle a récemment envahi, *B. dorsalis* constitue un ravageur d'importance économique. Les dégâts les plus ressentis sont sur la production de manguier ou de goyave (Ekesi *et al.*, 2006, Mwatawala *et al.*, 2009). De Meyer *et al.* (2012), ont également signalé la présence de la cératite malgache, *Ceratitis malgassa* Munro dans l'archipel des Comores, qui n'était auparavant connue que de Madagascar.

Une dizaine d'espèces de Tephritidae d'importances économiques ont été ainsi recensées sur les cultures fruitières et maraîchères de l'archipel des Comores (De Meyer *et al.*, 2012). Elles font partie de la sous-famille des Dacinae et appartiennent à deux tribus : les Dacini et les Ceratitidini (White & Elson-Harris, 1992, De Meyer *et al.*, 2012). La tribu des Dacini compte 6 espèces sur l'archipel :

- *Bactrocera dorsalis* Hendel, 1912
- *Dacus bivittatus* (Bigot, 1858)
- *Dacus ciliatus* Loew, 1862
- *Dacus etiennellus* Munro, 1984
- *Dacus punctatifrons* Karsch, 1887
- *Dacus vertebratus* Bezzi, 1908

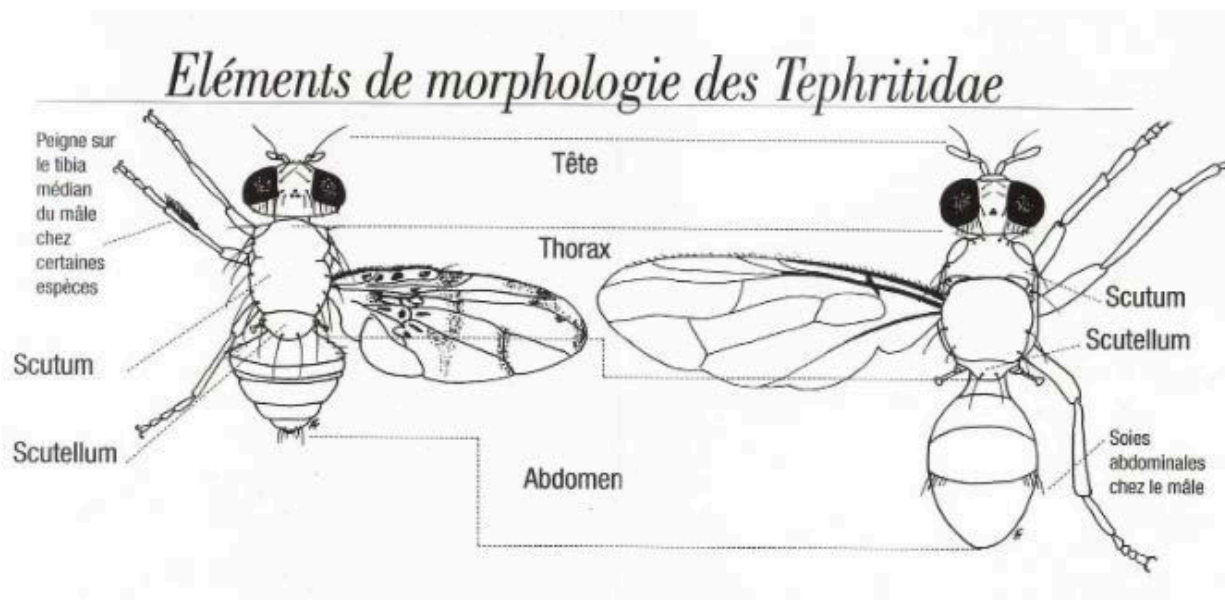
La tribu des Ceratitidini compte 4 espèces :

- *Ceratitis capitata* (Wiedemman, 1824)
- *Ceratitis malgassa* Munro, 1939
- *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi, 1923)
- *Trirhithrum nigerrimum* (Bezzi, 1913)

Description

Les deux tribus de la sous-famille des Dacinae se distinguent nettement par leur morphologie (figure 1.2). Les espèces appartenant à la tribu des Dacini, ont une forme générale allongée avec un abdomen ovale rétréci en avant, annelé de jaune et un peigne de soies sur le troisième segment de l'abdomen chez certains mâles. Le scutellum est uniforme avec une tendance jaune clair. Les tergites abdominaux ne sont pas fusionnés chez les espèces de *Bactrocera* contrairement aux espèces de *Dacus*.

Les espèces appartenant à la tribu des Ceratitidini ont une forme générale ramassée avec un abdomen presque triangulaire, élargi vers l'avant et non annelé de jaune clair. Le scutellum est presque noir ou maculé de noir :



Tribu des Ceratitidini

Tribu des Dacini

Figure 1.2. Morphologie des Tephritidae. D'après (Quilici & Jeuffrault, 2001)

❖ *Bactrocera dorsalis*

Bactrocera dorsalis est un complexe d'espèces contenant près de 100 taxons morphologiquement similaires (Drew & Hancock, 1994; Drew & Romig, 2013). Cette mouche orientale des fruits est une espèce d'assez grande taille caractérisée par deux bandes latérales jaunes au niveau du Scutum. Son scutellum est jaune, à l'exception d'une étroite bande noire à la base (Ekesi & Billah, 2006). L'anatergite (sclérite triangulaire inversée sur la partie postérolatérale du thorax) et la katatergite (sclérite thoracique liée avec l'anatergite) sont jaunes et presque de même taille. Les ailes sont transparentes avec des nervures costales noirâtres. L'abdomen (tergites abdominaux 3-5) est rayé d'une bande noire en forme de T élargie vers les côtés latéraux. Les fémurs sont tous jaunes et les tibias sont sombres, avec les tibias postérieurs visiblement plus foncés. Il y a présence du pecten chez les mâles.



Bactrocera dorsalis mâle (gauche) et femelle (droite) (D'après Schutze et al, 2015)

❖ *Dacus bivittatus*

Dacus bivittatus est une espèce de couleur orange foncée à brun-rouge avec des rayures latérales et médianes jaunes sur le thorax (Ekesi & Billah, 2006). C'est une espèce de grande envergure avec un scutellum entièrement jaune et dont l'anatergite et la katatergite sont jaunes et presque de même taille. Toute la partie supérieure de l'aile est logée d'une bande noirâtre. Deux tiers des fémurs antérieurs et médians sont noirs à partir du bout apical et le tiers de la partie basale est jaune. Le fémur postérieur est plus jaune à la base qu'à l'apex.

❖ *Dacus ciliatus*

Dacus ciliatus ressemble à *Dacus bivittatus* par son envergure. Il s'agit d'une mouche à prédominance orange, sans rayures longitudinales, mais deux zones jaunes sur les faces latérales du thorax (Ekesi & Billah, 2006). Elle présente deux taches sombres sur son abdomen et sur son thorax. Il y a absence d'une bande médiane ou latérale jaunes. Seul la katatergite est jaune tandis que l'anatergite est noire avec un scutellum jaune ou pâle. Le fémur médian est de coloration jaune ou orange, mais peut être légèrement brunâtre à l'extrémité apicale. Les fémurs antérieurs et postérieurs sont de couleur jaune à orange. Elle présente deux petites taches sombres sur la partie inférieure du scutum et une troisième sur l'extrémité supérieure, s'étendant presque sur une ligne. Le troisième tergite abdominal possède deux taches noires de chaque côté. L'aile est claire avec une bande noire se terminant en point élargie.



Dacus ciliatus mâle (gauche) et femelle (droite) (D'après Antoine FRANCK, Cirad)

❖ *Dacus etiennellus*

La partie supérieure de l'aile est tachée d'une bande noirâtre. Le scutellum prédominé d'une coloration marron-rouge possède deux bandes jaunes perpendiculaires à l'axe du corps.

L'anatergite et la katatergite sont jaunes. L'abdomen a une prédominance marron rouge. Le fémur est bicolore avec une partie apicale rouge-brune et une partie basale pâle. Il y a présence chez le mâle des pectens et des microtriches denses au niveau du deuxième et troisième tergite.

❖ *Daucus punctatifrons*

Dacus punctatifrons est une espèce de grande taille avec une morphologie apparente à celle de *D. bivittatus*. Il existe trois bandes jaunes au niveau du thorax. Le scutellum est jaune à orange. L'anatergite et la katatergite sont jaunes avec suture moins visible entre les deux et dont le katatergite est long. Le premier tarse est de coloration blanche. Le scutum a un large fond noir dans lequel longe la bande médiane jaune. Tous les tibias sont de couleur sombre. Le fémur antérieur, médian et postérieur sont jaunes orangés à la base et noirs à l'apex.

❖ *Dacus vertebratus*

Cette espèce n'a pas de rayures sur le thorax, mais une bande qui couvre la plupart de l'anatergite et de la katatergite sur les côtés du thorax. L'aile a une bande costale étroite qui est élargie de l'apex pour former une tache apicale. La moitié apicale du fémur médian est noire. L'abdomen est très poilu dessinant une ligne noirâtre tout le long de l'abdomen. Tous les fémurs sont jaunes dans la moitié basale et marrons noirs dans la moitié apicale. La coloration du corps est généralement orange à brune.

❖ *Ceratitis capitata*

L'adulte mesure 4 à 5 mm avec un thorax noir à pruinosités dessinant des bandes argentées ou grises et un abdomen élargi à bandes transversales alternées de grises et rousses. La paire antérieure des soies orbitales mâles est de couleur noire et ressemblant à un cerf-volant (ou en pelle). Le Scutellum a bande transversale sinueuse claire près du bord antérieur. Les trois taches du scutellum de couleur noire uniforme sont soudées entre eux dont celui du milieu est développée avec une bande jaune ondulée parcourant la base du scutellum. L'abdomen est alterné des bandes jaunes et roses. Les ailes sont claires sans bande foncée à l'extrémité de la nervure médiane.



Ceratitits capitata mâle (gauche) et femelle (droite) (D'après Antoine FRANCK, Cirad)

❖ *Ceratitits malgassa*

Les poils frontaux sont modifiés en pelles blanches aux extrémités chez les mâles. Les yeux sont noirs et l'anatergite et la katatergite de coloration blanche et de petite taille sont soudés. Il y a présence de deux bandes blanches et parallèles au niveau du thorax (vue latérale).

❖ *Neoceratitits cyanescens*

Les adultes de la mouche de la tomate sont facilement reconnaissables par le dessin caractéristique des bandes brunes de leurs ailes et par le scutellum entièrement noir dans sa moitié apicale (De Meyer & Freidberg, 2012). L'espèce est reconnue par ses yeux rouges et scutum présentant deux taches rondes noires avec un abdomen alterné des bandes rouges et roses. Il y a absence de peigne sur le tibia médian des mâles.



Neoceratitits cyanescens mâle (gauche) et femelle (droite) (D'après Antoine FRANCK, Cirad)

❖ *Trirhithrum nigerrimum*

Le thorax, l'abdomen et les haltères sont noirs. Présence des taches blanches sur la face, mais pas sur le côté du thorax. Le fémur est tout noir tandis que le tibia est brun clair ou pâle. Le

scutellum est très noir parfois taché de blanc sur la face et le thorax est noir brillant. Le motif et les marques de l'aile sont généralement plus nets et plus sombre chez les femelles (Ekesi & Billah, 2006).

Distribution géographique

❖ *Bactrocera dorsalis*

Cette espèce d'origine asiatique, a été détectée pour la première fois sur l'île de Taiwan en 1912 (De Hardy, 1973). En Afrique, cette espèce a été détectée au Kenya en 2003 (Lux *et al.*, 2003) et s'est rapidement propagée dans plusieurs pays d'Afrique (De Meyer *et al.*, 2010). Dans l'Océan indien, elle a été identifiée à la Grande-Comore en 2005 et à Mayotte en 2007 (De Meyer *et al.*, 2012), à Madagascar en 2010 (Raelijaona *et al.*, 2012) et à l'île Maurice en mars 2016.

❖ *Dacus bivittatus*

C'est une espèce largement répandue en Afrique, de la Guinée et la Sierra-Léone à l'Éthiopie et l'Afrique du Sud. Dans l'Océan Indien, en plus de sa présence aux Comores, elle a été signalée à Madagascar et aux Seychelles (Mansell, 2006, White *et al.*, 2000) bien que sa présence aux Seychelles ne soit pas confirmée (De Meyer *et al.*, 2010).

❖ *Dacus ciliatus*

La mouche Éthiopienne des Cucurbitaceae est une espèce répandue en Afrique et vers le Proche et Moyen-Orient. Elle semble se propager dans les régions sèches notamment le Sahel, la Namibie et le Karoo (De Meyer *et al.*, 2012). Elle est également présente dans d'autres îles de l'Océan Indien dont Maurice, La Réunion (White, 2006), Madagascar (Mansell, 2006) et Mayotte (Quilici, 1996).

❖ *Dacus etiennellus*

C'est une espèce endémique de l'archipel des Comores qui a été découverte pour la première fois en 1974 (White, 2006).

❖ *Dacus punctatifrons*

C'est une espèce répandue dans plusieurs pays de la partie Ouest, Centrale et Est du continent Africain. Dans l'Océan Indien, en plus de l'archipel des Comores, cette espèce a été également détectée à Madagascar (Mansell, 2006, White & Goodger, 2009).

❖ *Dacus vertebratus*

C'est une espèce répandue dans plusieurs pays d'Afrique tropicale, dans la péninsule arabique et à Madagascar (De Meyer *et al.*, 2012). Elle a été détectée à Mayotte en 2004 (Bordat & Arvanitakis, 2004).

❖ *Ceratitis capitata*

D'origine de la région du Sud ou de l'Est africain, la mouche méditerranéenne de fruits est une espèce nuisible dans le monde entier (De Meyer *et al.*, 2002). Elle s'est dispersée dans le bassin méditerranéen, en Amérique latine et en Australie. Elle est présente dans toutes les îles de la région Ouest de l'Océan Indien (De Meyer, 2000, De Meyer *et al.*, 2008, White *et al.*, 2000).

❖ *Ceratitis malgassa*

Cette espèce est étroitement apparentée à *Ceratitis catovrii* des îles Mascareignes. Elle était uniquement reportée à Madagascar (White *et al.*, 2000). Dans l'archipel des Comores, cette espèce n'a été détectée qu'en 2004 sur l'île d'Anjouan et il est incertain si elle a fait l'objet d'une introduction récente ou si elle est restée sous le seuil de détection jusqu'alors (De Meyer *et al.*, 2012).

❖ *Neoceratitis cyanescens*

Cette espèce est endémique de Madagascar et a envahi La Réunion et Maurice vers 1950 (White *et al.*, 2000). Il n'est pas bien clair si cette espèce a été accidentellement introduite aux Comores ou si elle y était bien présente depuis longtemps sans être identifiée. De toute évidence, cette espèce a été déjà observée à Mayotte (Quilici, 1996), et mentionnée sur les autres îles de l'archipel (Kassim *et al.*, 2000).

❖ *Trirhithrum nigerrimum*

Trirhithrum nigerrimum est présente dans toute l'Afrique continentale (De Meyer *et al.*, 2012). Cette espèce avait été détectée sur les îles d'Anjouan en 1999 (Norrbom *et al.*, 1999) et de Mohéli en 2003 (White *et al.*, 2003).

Bactrocera dorsalis, espèce envahissante en Afrique

De par son invasion récente aux Comores et des dégâts très importants qu'elle provoque, nous décrivons ici plus particulièrement l'histoire d'invasion et la biologie de *B. dorsalis*.

Histoire de l'invasion

Originaire du Sri Lanka et du Sud de l'Inde, *B. dorsalis* a été détectée pour la première fois en Afrique, en mars 2003 au Kenya (Lux *et al.*, 2003), puis en Tanzanie dans cette même année (Mwatawala *et al.*, 2004). Depuis, elle s'est dispersée en l'espace de quelques années dans la plupart des pays d'Afrique de l'Est, d'Afrique Centrale puis d'Afrique de l'Ouest (De Meyer *et al.*, 2010, Khamis *et al.*, 2012). Au début de son invasion en 2003, cette espèce a été initialement décrite comme *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta & White (Diptera : Tephritidae) (Drew *et al.*, 2005) puis renommée synonyme avec *B. dorsalis* (Schutze *et al.*, 2015). La première détection de *B. dorsalis* en Afrique de l'Ouest remonte à juin 2004 (Drew *et al.*, 2005). Elle se rencontre actuellement dans plusieurs pays du continent et continue d'envahir d'autres territoires. Dans les îles de l'Océan Indien, à part son invasion aux Comores en 2005 (De Meyer *et al.*, 2012), elle se propage également vers d'autres îles de la région notamment Madagascar en 2010 (Raoelijaona *et al.*, 2012) et l'île Maurice en mars 2013 (Josserond, 2013) où elle a été éradiquée avant une nouvelle invasion en 2016 (Fontaine, 2016). *Bactrocera dorsalis* a été détectée pour la première fois à Maurice en juin 1996 et a été déclarée éradiquée en juillet 1999 (Seewooruthun *et al.*, 2000). Dans tous ces pays qu'elle a envahis, cette espèce constitue un ravageur d'importance économique avec des dégâts considérables sur mangues et goyaves (Ekesi *et al.*, 2006, Mwatawala *et al.*, 2009).

Le cycle de développement et biologie

La durée moyenne du cycle de développement à 28°C, est de 25 jours avec un taux de survie de 55% des œufs pondus qui atteignent le stade adulte (Ekesi *et al.*, 2006). Le plus long cycle

de développement a été constaté à 15°C avec une durée de 76 jours alors que le plus petit de 18 jours a été enregistré à 30°C (Rwomushana *et al.*, 2008b). En conditions contrôlées de 28°C, la durée moyenne pour le développement de l'œuf est de 1,2 jours, avec un taux de survie de 90% (Ekesi *et al.*, 2006). Celui-ci peut varier entre 5,7 jours à 15°C à 1,2 jours à 35°C (Rwomushana *et al.*, 2008b). Le temps de développement larvaire diminue de 36 jours à 15°C à 7 jours à 35°C. La nymphose dure 34 jours à 15°C alors qu'à 35°C, il y a eu aucune émergence des adultes. L'espérance de vie des adultes après l'émergence des pupes a été estimée à 75 jours chez les femelles et 86 jours chez les mâles (Ekesi *et al.*, 2006). Pour les deux sexes, la survie de 80% a été estimée jusqu'à 16 jours. Le temps de génération moyen est de 31 jours (Ekesi *et al.*, 2006).

La durée nécessaire avant la ponte des adultes est de 7 jours et peut durer jusqu'à 73 jours après émergence avec un taux moyen de ponte estimé à 18,2 œufs par jour à 18°C (Ekesi *et al.*, 2006). Chaque femelle peut pondre jusqu'à 700 œufs (Mokwele, 2012). L'espèce se reproduit à basse altitude (300-400m) pendant toute l'année, mais la densité des populations diminue après la saison des pluies et reste faible tout au long de la saison sèche (Vayssières *et al.*, 2005, Mwatawala *et al.*, 2006a). La densité des populations augmente à nouveau au début de la nouvelle saison des pluies. L'abondance des populations diminue en haute altitude (Ekesi *et al.*, 2006, De Meyer *et al.*, 2008).

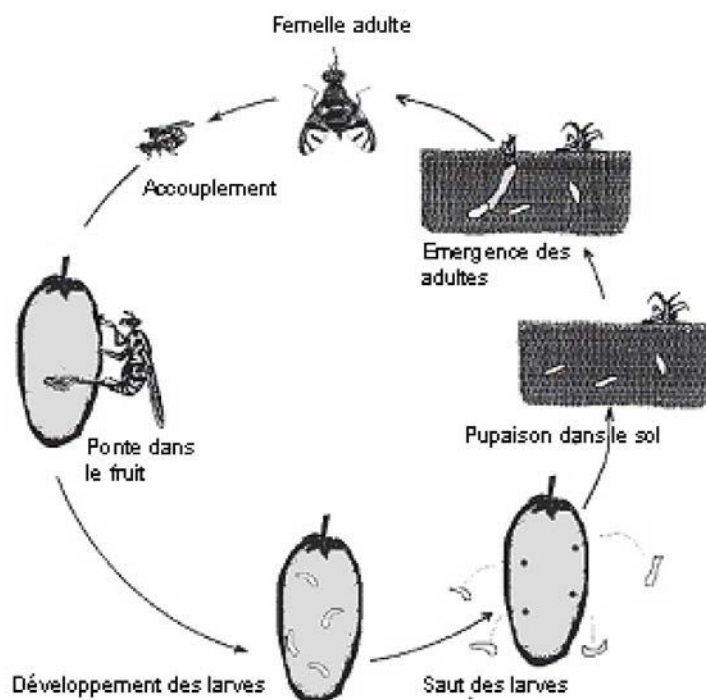


Figure 1.3. Cycle de développement des mouches des fruits. D'après Brévault (1999)

II- Ecologie des Tephritidae et de leurs ennemis naturels

1. Ecologie des Tephritidae

Les invasions biologiques par les Tephritidae

La famille des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) comprend un grand nombre d'espèces nuisibles aux cultures fruitières et légumières dans le monde (White & Elson-Harris, 1992). Plus de 5000 espèces de cette famille sont connues à travers le monde avec une large distribution couvrant les zones tropicales et subtropicales ainsi que les zones tempérées et occupant des habitats variés allant des forêts humides aux savanes sèches (White & Elson-Harris, 1992). Dans cette famille des Tephritidae, beaucoup d'espèces sont polyphages, s'attaquant à de nombreuses espèces de fruits. A travers le commerce et les passagers, elles ont été introduites dans de nombreux pays et sont devenues envahissantes. La plupart du temps, les zones envahies étaient préalablement occupées par d'autres espèces de Tephritidae, indigènes ou provenant d'invasions antérieures (Duyck *et al.*, 2004). En Afrique par exemple, *B. dorsalis* a envahi des zones où des nombreuses espèces de mouches des fruits du genre *Ceratitis* sont endémiques (Mwatawala *et al.*, 2009). Les invasions mettent en contact des espèces qui étaient auparavant isolées et, d'une certaine façon, constituent des expérimentations naturelles sur la compétition interspécifique (Duyck *et al.*, 2004). Les espèces envahissantes peuvent interagir avec des espèces indigènes à différents niveaux trophiques, en réarrangeant les réseaux alimentaires par l'extinction des espèces ou en facilitant les invasions ultérieures (Strauss *et al.*, 2006). Dans les travaux de Duyck *et al.* (2004), il est montré que l'invasion d'une nouvelle espèce dans un endroit où existent d'autres espèces indigènes peut engendrer deux modes d'interactions. Dans le premier mode appelée compétition hiérarchique, une des deux espèces domine toujours l'autre et l'exclut. Un deuxième mode aboutit à une coexistence stable entre les deux espèces, déclenchée soit par différenciation de niche ou par un trade-off colonisation/compétition. Si la compétition hiérarchique est le mode dominant, l'espèce invasive devrait généralement aboutir à l'exclusion de l'espèce indigène. Dans l'autre cas si une espèce A envahi un territoire occupé par B, alors B ne devrait jamais envahir un territoire déjà occupé par A. Ces deux prédictions ne devraient pas se concrétiser si le mode dominant est la différenciation de niche ou le trade-off colonisation/compétition (Duyck *et al.*, 2004).

Influence des facteurs environnementaux

Plusieurs facteurs, aussi bien biologiques qu'environnementaux, peuvent influencer la distribution et l'abondance des populations de mouches des fruits. Ils affectent directement ou indirectement les taux de survie et le développement des différentes phases du cycle et la fécondité des femelles (Ouedraogo, 2011). Dans la compétition par exploitation, l'espèce qui tire le meilleur parti du milieu environnant possède un avantage compétitif. L'environnement affecte donc la compétition en faisant pencher la balance en faveur de l'une ou l'autre espèce (Duyck, 2005). Parmi ces facteurs, les plus importants sont la température, l'humidité et la disponibilité des ressources alimentaires (plantes hôtes). Les ennemis naturels peuvent aussi être importants dans certaines circonstances (Ouedraogo, 2011).

La température a un rôle déterminant dans l'abondance des Tephritidae et agit soit directement ou indirectement à travers ses effets sur les taux de développement, de mortalité et de fécondité (Ouedraogo, 2011). Duyck & Quilici (2002) ont également souligné l'influence très importante de la température sur le développement et la survie de différentes espèces de Tephritidae. La fécondité des mouches des fruits dépend aussi de la température avec le maximum de production d'œufs dans la gamme de température comprise entre 25 et 30°C. Une espèce dominante pourra être différente suivant la température et par conséquent suivant la latitude et l'altitude (Duyck, 2005). C'est le cas par exemple, de *B. dorsalis* à Hawaii qui domine sur la quasi-totalité de l'île, alors que *C. capitata* subsiste uniquement dans les zones de haute altitude, alors que des observations font état de l'abondance de *C. capitata* en basse altitude avant l'établissement de *B. dorsalis* (DeBach, 1966). A La Réunion, Duyck *et al.* (2006b) ont montré une ségrégation de niche entre *C. capitata* qui domine dans les zones de température comprise entre 24-26°C et de 1000 mm de précipitations et *C. rosa* qui réside dans les zones où la température est entre 22-23°C et de pluviométrie élevée de 3000 à 3500 mm.

L'humidité a également une influence importante sur l'abondance de nombreuses espèces de Tephritidae (Bateman, 1972). Elle agit sur l'abondance des populations de Tephritidae à travers la réduction de la fécondité des adultes femelles en période sèche et par la forte mortalité des adultes nouvellement émergés dans des conditions sèches (sol sec et atmosphère à faible humidité relative) (Ouedraogo, 2011). Toutefois, en conditions naturelles, l'influence de l'humidité sur le stade embryonnaire et les stades larvaires est certainement davantage modulée par le fruit hôte que par les conditions climatiques (Duyck, 2005). Neilson (1964) a

testé l'hypothèse selon laquelle les populations de *Rhagoletis pomonella* moins nombreuses pendant la période sèche de l'été que pendant la période humide étaient dues à la dessiccation des pupes dans les sols secs. Il a ainsi montré que le taux de survie des pupes dans des conditions d'humidité relative inférieure ou égal à 60% était nul. Selon Duyck *et al.* (2006b), les pupes de différentes espèces de Tephritidae survivent bien à 100% d'humidité relative (HR), avec un taux de 80% d'émergence. Cependant, ce facteur climatique peut être un facteur limitant le développement d'autres espèces de mouches des fruits et par conséquent influencer dans le partage de niche écologique. Par exemple, à 30% d'humidité relative, l'espèce *B. zonata* a un taux de survie supérieur à *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* (Duyck *et al.*, 2006b).

Spécialisation d'hôte

Les mouches des fruits ont une gamme d'hôte qui différencie les espèces les unes des autres allant d'espèces monophages, sténophages, oligophages à polyphages. Ainsi, *B. oleae* est inféodée aux fruits d'olives, donc monophage (Malacrida *et al.*, 2007) tandis que *B. dorsalis* peut attaquer jusqu'à 42 familles de plantes hôtes et donc polyphage (Clarke *et al.*, 2005). Cette adaptation alimentaire peut influencer le nombre de génération des mouches. Par exemple, *B. oleae* donne sa descendance pendant la période d'existence des fruits, soit une seule génération par an (monovoltine). Adaptée à plusieurs plantes hôtes cultivées et sauvages, *B. dorsalis* est susceptible de donner plusieurs générations (multivoltine) pendant l'année. Les fruits hôtes qui constituent la base de l'alimentation larvaire jouent un rôle important dans le développement des populations et des individus des mouches des fruits. L'espèce de fruit hôte influence, au travers de sa qualité, à la fois le développement des stades immatures, avec une répercussion possible sur la fécondité des adultes, et le comportement des adultes (Duyck, 2005). La nutrition des larves peut également avoir un effet sur la longévité. Dans une étude au laboratoire, il a été montré que les fruits hôtes ont une influence importante et affectent de façon différentielle les traits de vie de 7 espèces de Tephritidae (Hafsi *et al.*, 2016). En étudiant cinq espèces de Dacini, Fitt (1986) a mis en évidence que l'abondance des espèces sur différents fruits hôtes est davantage due au comportement de choix des femelles qu'à la spécialisation larvaire. Toutefois, si beaucoup de plantes hôtes peuvent supporter le développement complet de différentes espèces de Tephritidae, la qualité de l'hôte détermine des différences importantes dans la survie, le développement larvaire et la fécondité des adultes (Fernandesdasilva & Zucoloto, 1993). A Hawaï, la meilleure compétitivité larvaire sur certains fruits hôtes a permis d'expliquer en partie le déplacement

compétitif de *C. capitata* par *B. dorsalis* (Keiser *et al.*, 1974). Par ailleurs, le choix du site de ponte par la femelle adulte est déterminé par des stimuli visuels et olfactifs provenant du fruit (Prokopy & Roitberg, 1984, Aluja & Prokopy, 1993, Brévault & Quilici, 1999).

Les ennemis naturels des Tephritidae

Parmi ces ennemis naturels, on distingue entre autre, les parasitoïdes, les prédateurs et les microorganismes pathogènes. Les ennemis naturels peuvent avoir un rôle clé dans la dynamique des populations de certaines espèces de Tephritidae, comme pour *Rhagoletis cerasi* Loew (Boller & Remund, 1989), chez laquelle une mortalité élevée des pupes dans le sol causée par des prédateurs (fourmis, carabes et staphylins) a été démontrée. Les parasitoïdes sont généralement plus spécifiques et pourraient affecter de façon différentielle les espèces de Tephritidae coexistant dans un biotope donné. Les larves de la plupart des Dacinae sont attaquées par les hyménoptères parasites, particulièrement de la famille des Braconidae (Kapoor & Agarwal, 1983, Wharton & Gilstrap, 1983).

Cependant, dans la plupart des cas leur impact sur les populations de Tephritidae semble plutôt limité, à l'exception de quelques espèces de parasitoïdes ovo-pupaux (Vargas *et al.*, 1993, Rousse *et al.*, 2005). Newell & Haramoto (1968) ainsi que Wong *et al.* (1984) notent cependant que, *F. arisanus* à Hawaï a causé une forte mortalité des œufs de *B. dorsalis*. Des parasites de pupes ont été aussi reportés chez certaines espèces, mais ils surviennent habituellement en faible nombre et semble avoir un impact réduit sur les populations de Tephritidae. Parmi les prédateurs de mouches des fruits, les plus importants semblent les fourmis capables de déplacer les larves et les pupes des fruits et du sol (Bateman *et al.*, 1976, Bigler, 1982, Kapatos & Fletcher, 1986). En Afrique de l'Ouest, plusieurs travaux ont reporté la prédation de fourmis oecophylles (*Oecophylla longinoda*) sur les larves de Tephritidae (Sinzogan *et al.*, 2008) ainsi que les réactions de répulsion déclenchées par ces fourmis sur la ponte des femelles de mouches des fruits (Adandonon *et al.*, 2009, Van Mele *et al.*, 2009). Egalement, des forficules, *Forficula auricularia* ont été observées déplaçant les larves de *Dacus ciliatus* (Syed, 1969) et *Bactrocera musae* (Smith, 1977) des fruits. Les Staphylinidae et les Carabidae peuvent également consommer les larves et les pupes dans le sol (Bateman *et al.*, 1976), et des araignées peuvent capturer des adultes de Tephritidae (Fletcher, 1979).

Enfin, des microorganismes peuvent également participer aux contrôles des populations d'insectes (Ouna *et al.*, 2010, Ouna, 2011). Ils incluent des champignons et des bactéries et sont souvent associés à la mortalité des larves et des pupes, bien que Fletcher (1987) affirme qu'il n'est pas toujours possible de déterminer si l'infection est la cause de la mortalité.

Cependant, l'utilisation de souches de *Metarhizium anisopliae* et de *Beauveria bassiana* (Ascomycota : Hypocrales) sur des adultes immatures de *B. dorsalis* a donné jusqu'à 96% d'infection en conditions contrôlées (Ouna *et al.*, 2010).

2. *Fopius arisanus* : un agent de lutte biologique contre les Tephritidae

Position taxonomique et description morphologique

L'espèce *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) a été décrite sous différentes dénominations dont *Opius oophilus* Fullaway (Wharton & Gilstrap, 1983), toute la littérature de lutte biologique avant environ 1985 a utilisé ce nom. Les espèces ainsi placées dans le genre *Fopius* ont été le plus souvent incluses soit dans *Opius*, *Biosteres* ou occasionnellement dans *Diachasma*. D'où les appellations *Opius oophilus*, *Biosteres oophilus*, et *Diachasma oophilus*, qui se réfèrent tous à l'espèce *F. arisanus*. Le binôme *Fopius arisanus* a été utilisé pour la première fois par Waterhouse (1993) même si le transfert officiel de *B. arisanus* au genre *Fopius* n'a jamais fait l'objet d'une publication (Rousse, 2007).

Fopius arisanus est un insecte appartenant à l'ordre d'Hymenoptera, à la famille de Braconidae et à la sous-famille des Opiinae. Cette sous-famille compte 17 genres et plus de 1300 espèces décrites (Wharton, 1997, Rousse, 2007). Au sein de la famille de Braconidae, les Opiinae forment avec les Alysiinae un groupe monophylétique (Rousse, 2007). Ce dernier a souligné que ce groupe est défini par le caractère apomorphique d'endoparasitisme de Diptères cyclorhaphes. Wharton (1988) a souligné qu'au contraire des Alysiinae, on ne connaît pas chez les Opiinae de critères synapomorphiques unissant les membres de la sous-famille (Rousse, 2007). La sous-famille d'Opiinae est ainsi définie par défaut comme regroupant des endoparasitoïdes de Diptères cyclorhaphes aux mandibules jointives (Wharton, 1988). Comme chez tous les membres du groupe d'espèces de persulcatus, *Fopius arisanus* est caractérisé par la présence d'une sculpture striée sur le deuxième tergite du metasoma et un front qui est densément couvert de grandes perforations, leur donnant un aspect un peu rugueux. Cette espèce est caractérisée en outre par l'abdomen en général sombre et par l'absence d'une arête apicale de la valve dorsale de la tarière. Cette espèce est caractérisée également par la présence de Notauli nettement imprimés et crénelés (Rousse, 2007).

Fopius arisanus est morphologiquement semblable à *F. illusorius* dans sa coloration foncée et la sculpture de la notauli, cependant, il peut être facilement distingué par les stries longitudinales denses sur le tergite 2 (Carmichael, 2008). Le front et le vertex sont densément ponctués et rugueux. La carène occipitale est bien développée avec un clypéus bombé. La

nervure RS de l'aile postérieure est pratiquement absente, alors que la nervure m-cu est bien développée et au moins faiblement pigmentée au bord de l'aile.

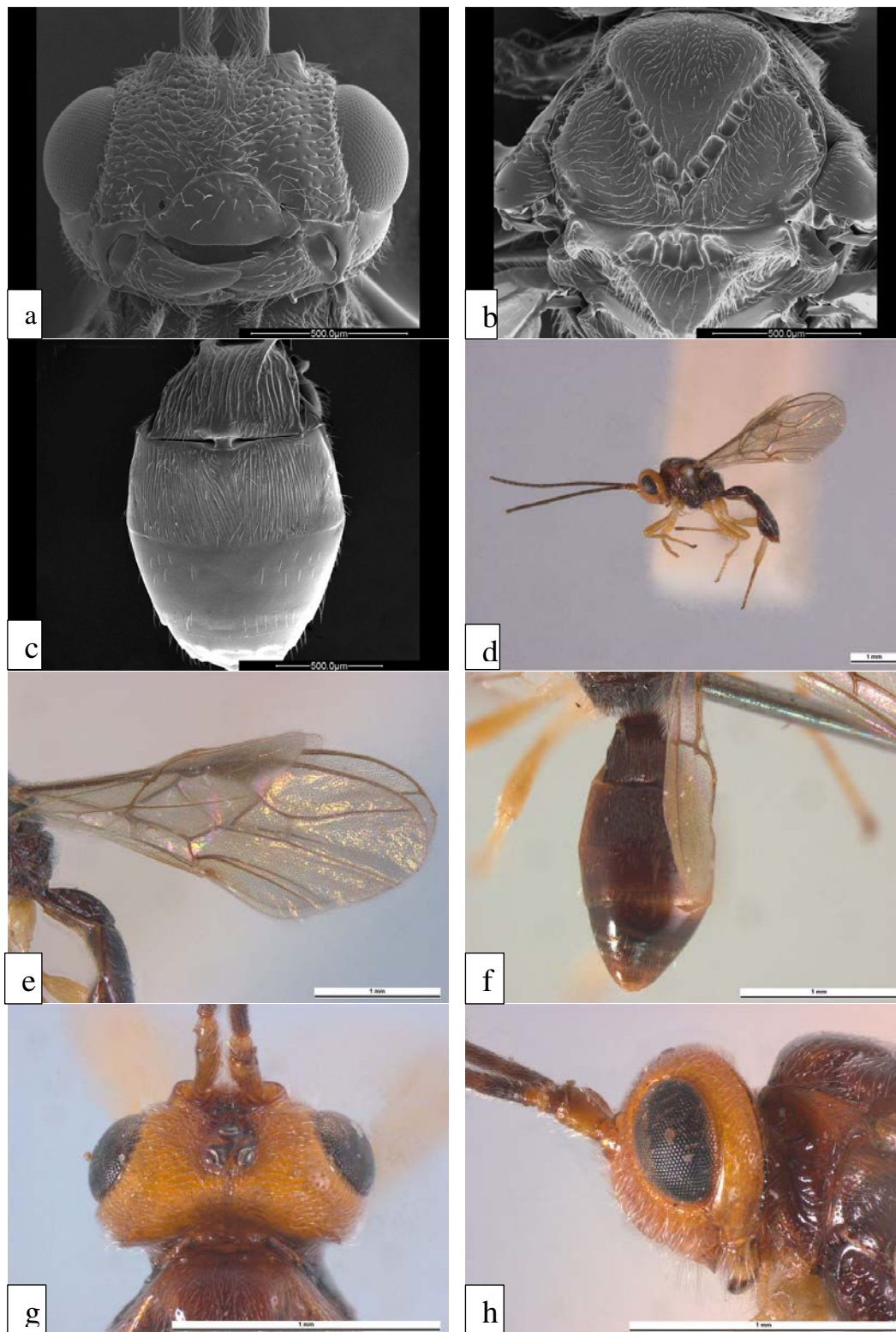


Figure 1.4. Morphologie du parasitoïde *Fopius arisanus*. a : tête, vue frontale au microscope électronique à balayage (MEB). b : mésonotum, vue dorsale (MEB); c : métasoma, vue dorsale (MEB); d : Vue latérale ; e : ailes ; f : abdomen, vue dorsale ; g : tête, vue antérieure ; h : tête, vue dorsal. D'après Carmichael (2008)

Répartition géographique

Fopius arisanus est originaire de la région Indopacifique notamment d'Inde à Taiwan. Fullaway (1951) le signale ainsi à Taiwan, à Bornéo, en Inde, en Malaisie et en Thaïlande. Il a été introduit en 1946 à Hawaï où il s'est acclimaté avec succès (Van Den Bosch & Haramoto, 1951). Depuis, de nombreuses tentatives d'introduction ont été effectuées dans diverses régions du monde (Rousse, 2007). Le pays d'origine réel des individus introduits à Hawaï est incertain (bien que considérés comme la Malaisie). En plus d'Hawaï en 1946, les introductions ont suivi au Costa Rica en 1958, en Australie en 1962, en Floride en 1974, au Pakistan en 1996, en Micronésie en 1997, au Mexique en 1998, au Guatemala en 1998, en Italie en 1999, en Israël, Espagne, îles Fidji et en Polynésie française en 2002 (Rousse *et al.*, 2005, Sime *et al.*, 2008). *Fopius arisanus* a également été introduit en Californie pour contrôler la mouche d'olive *B. oleae* (Rice *et al.*, 2003, Yokoyama *et al.*, 2006). A La Réunion, *F. arisanus* a été introduit fin 2003 pour la lutte contre *B. zonata* (Rousse, 2007). Suite à l'invasion massive de *B. dorsalis* sur le continent africain, *F. arisanus* a été introduit pour la première fois au Kenya par l'ICIPE en août 2006 depuis Hawaï (Mohamed *et al.*, 2010). En Afrique de l'Ouest, l'IITA l'a introduit à partir du Kenya en mai 2007 et à ce jour *F. arisanus* est bien établi au Bénin et probablement au Togo et au Sénégal où son introduction a été faite dans le cadre d'une collaboration avec l'IITA (Bokonon-Ganta, 2012). Dans l'Océan Indien, le parasitoïde a été introduit à Maurice et aux Comores en 2013 à partir du CIRAD Réunion dans le cadre du programme régional e-PRPV. En 2015, l'introduction du parasitoïde aux Comores a eu lieu également à partir du Kenya (voir les détails au Chapitre IV).

Tableau 1.2. Introductions volontaires de *Fopius arisanus* à des fins de lutte biologique

Pays	Année d'introduction	Références	Notes
USA (Hawaii)	1946	(Van den Bosch & Haramoto, 1951)	Acclimaté. Principal parasitoïde de Tephritidae.
Fidji	1951, 2002	(Wharton, 1989), NP	Acclimaté. Parasitisme important.
Mexique	1954	(Rendon <i>et al.</i> , 2006)	Non acclimaté
Australie	1956	(Snowball, 1966)	Acclimaté. Parasitisme localement important.
Maurice	1957	(Orian & Moutia, 1960)	Statut inconnu
Costa Rica	1958	(Wharton <i>et al.</i> , 1981)	Acclimaté. Faible parasitisme.
Pérou	1960	(Rendon <i>et al.</i> , 2006)	Non acclimaté.
Argentine	1961	(Rendon <i>et al.</i> , 2006)	Non acclimaté.
France (Réunion)	1965, 1972	(Vercambre, 1982)	Non acclimaté
USA (Floride)	1974	(Baranowski <i>et al.</i> , 1993)	Non acclimaté.
Pakistan	1996	NP	Statut inconnu
Micronésie	1997	NP	
Mexique	1998	NP	Elevage et expérimentations en laboratoire
Guatemala	1998	NP	
Italie	1999	(Calvitti <i>et al.</i> , 2002)	
Israël	2002	NP	
Espagne	2002	(Falco <i>et al.</i> , 2003)	Parasitisme important
Polynésie française	2002	(Vargas <i>et al.</i> , 2007)	
France (Réunion)	2003	(Rousse <i>et al.</i> , 2005)	Acclimaté. Elevage et expérimentations en laboratoire.
Kenya 2006	2006	(Mohamed <i>et al.</i> , 2010)	Parasitisme. Elevage et expérimentations en laboratoire.
Benin	2007	(Bokonon-Ganta, 2012)	Acclimaté
Togo			
Sénégal			

N.P : E. Harris, rapport non publié.

Biologie et écologie

Fopius arisanus est un parasitoïde ovo-pupal, solitaire et koïnobionte (Altuzar *et al.*, 2004, Zenil *et al.*, 2004, Rousse, 2007). Il peut également parasiter les larves de Tephritidae de premier stade fraîchement écloses (Bautista *et al.*, 1998). Les femelles pondent leurs œufs à

l'intérieur de l'embryon de leur hôte chez ce type de parasitoïdes. L'œuf parasité poursuit son développement normal jusqu'au stade prépupal tandis que le parasitoïde reste au stade L1 jusque-là (Rousse, 2007). Son développement se poursuit ensuite, et il dévore la pupa de son hôte dont il émerge. On parle dans ce cas d'endoparasitisme ovo-pupal (Mills, 1994). Les espèces *F. arisanus*, *F. ceratitivorus*, *F. caudatus* et *Utetes canaliculatus* sont les seules connues à avoir ce mode de développement (Lopez *et al.*, 2003). Toutefois, d'après la forme de leur ovipositeur, on suppose que ce serait également le cas d'au moins trois autres espèces de *Fopius* (Wharton, 1999). Ce mode de parasitisme concerne le plus souvent des hôtes dissimulés, en général enfouis dans le substrat de ponte (Mills, 1994). Les pontes que recherchent ces parasitoïdes regroupent de nombreux hôtes, qui, à ce stade de leur développement, n'ont aucune possibilité d'évitement comportemental du parasitisme et avec des défenses immunitaires quasi nulles.

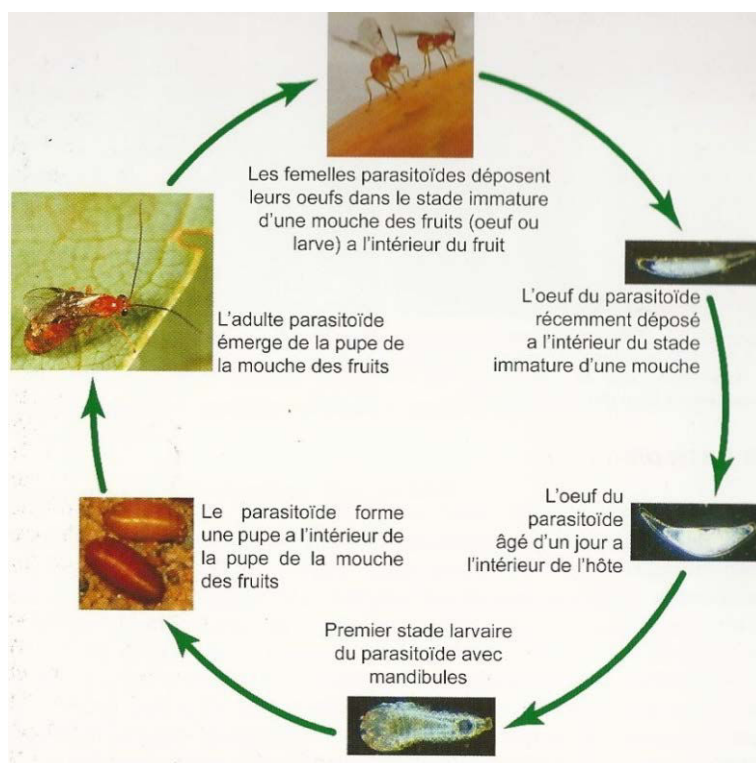


Figure 1.5. Cycle de développement du parasitoïde *Fopius arisanus*. D'après Ekesi & Billah (2006)

D'autre part, en s'attaquant à de jeunes stades, le parasitoïde sera probablement plus apte à s'attaquer à d'éventuels concurrents en cas de multiparasitisme ultérieur. Ces deux raisons peuvent expliquer la grande efficacité du parasitisme ovo-pupal. La dominance de *F. arisanus* au sein de la sous-famille des Opiinae parasitoïdes de Tephritidae a été confirmée à plusieurs

reprises (Bautista & Harris, 1997, Vargas *et al.*, 2002, Wang & Messing, 2003b, Wang *et al.*, 2003). Toutefois, dans certains cas notamment aux Philippines, *F. arisanus* peut être supplanté par *Diachasmimorpha longicaudata* (Palacio *et al.*, 1991).

Sur la base d'échantillons séquentiellement disséqués et la morphologie des larves de *F. arisanus*, ce parasitoïde aurait trois stades larvaires et une étape pré-nymphale (Rocha *et al.*, 2004). La taille et la durée des stades de développement du parasitoïde varient selon la taille, l'âge et la qualité de l'accueil dans lequel ils sont élevés (Lawrence, 1990, Rocha *et al.*, 2004). Les adultes émergent de la pupa hôte 18 à 20 jours après la ponte, environ 2 jours après l'apparition des mouches non parasitées (Bess *et al.*, 1961, Haramoto, 1957). Les mâles de *F. arisanus* atteignent la maturité sexuelle 5 à 6 jours après leur émergence et nécessitent de la lumière pour commencer l'accouplement (Hagen, 1953, Ramadan *et al.*, 1992, Wang & Messing, 2003a). Selon Wang & Messing (2003a), les femelles de *F. arisanus* âgées de 24h peuvent déjà contenir en moyenne $18,2 \pm 1,89$ œufs matures. Après quatre jours et avec de la nourriture, les ovaires des femelles peuvent contenir environ 100 œufs matures (Wang & Messing, 2003a). Les facteurs climatiques jouent un rôle dans le déterminisme de développement du parasitoïde, de la longévité et du taux du parasitisme. La température est un des facteurs les plus déterminants dans l'établissement d'ennemis naturels dans de nouveaux environnements. Appiah *et al.* (2013) ont testé l'effet de la température sur le temps de développement, la longévité et le taux de parasitisme de *F. arisanus* et *D. longicaudata* introduits en Afrique pour la lutte contre *B. dorsalis*, à cinq températures constantes (15, 20, 25, 30 et 35 °C), une humidité relative de 60-70 %, et une photopériode de 12:12 L:D. Les résultats ont montré un effet significatif de la température sur la période de développement, sur la longévité et sur le taux de parasitisme des deux parasitoïdes. Une gamme de température de 20 à 30°C est favorable pour le développement des deux parasitoïdes, tandis que des températures inférieures à 10 ou supérieure à 30 °C n'étaient respectivement pas favorables à leur développement (Appiah *et al.*, 2013). Basé sur une combinaison du temps de développement le plus courts et les taux de parasitisme les plus élevés, la température optimale pour le développement des deux espèces de parasitoïdes de *B. dorsalis* était de 25 °C. La longévité des adultes pour les deux parasitoïdes était plus longue à 15 °C et sensiblement plus courte à 35 °C. Les femelles vivent significativement plus longtemps que les mâles à toutes les températures testées (Appiah *et al.*, 2013).

Localisation de l'hôte

Cette partie se focalise principalement sur les travaux de thèse de doctorat de Rousse (2007) qui a fait la synthèse de cette thématique. Une fois posée sur le fruit, la femelle passe plus de 90% de son temps dans des phases de comportement de recherche (détection, « antennating », sondage) et de ponte (oviposition). La séquence est relativement fixe : après l'arrivée sur le fruit, elle parcourt celui-ci en palpant la surface avec l'apex des antennes (« antennating »), en insérant son ovipositeur de temps en temps, les antennes appliquées sur la surface du fruit (détection). Cette combinaison de comportements se poursuit jusqu'à la détection d'un site de ponte de Tephritidae. Elle enchaîne alors une série stéréotypée de comportements de sondage et de ponte (sondage - oviposition - sondage...) jusqu'à abandon du site (Rousse, 2007). Wang & Messing (2003a) ont montré qu'une très grande partie du temps était consacrée à la localisation et à l'estimation de la valeur de l'hôte. Sur des fruits de café attaqués par *C. capitata*, le sondage représente ainsi 50% du temps et la ponte 30%. Dix pourcents du temps est consacré à la détection du site de ponte et le reste est principalement occupé par le repos et le toilettage. Très peu de temps est consacré à la marche et encore moins au vol (moins de 1% en additionnant les deux). L'espèce *F. arisanus* a été recueillie à partir de *B. dorsalis*, mais il est capable de parasiter d'autres mouches des fruits, y compris *Carpomyia vesuviana* Costa, *C. capitata* (Weidemann), trois espèces du genre *Anastrepha*, et 11 autres espèces de *Bactrocera* (Quimio & Walter, 2001, Zenil *et al.*, 2004). Les travaux sur terrain suggèrent que les femelles de *F. arisanus* utilisent des indices visuels (Vargas *et al.*, 1991, Liquido *et al.*, 1991) et chimiques (Liquido *et al.*, 1991) pour s'orienter vers les œufs de *B. dorsalis*, mais l'identité d'attraction par odeurs est encore inconnue (Altuzar *et al.*, 2004). En tunnel de vol, *F. arisanus* répondait positivement à l'odeur de l'orange (*Citrus sinensis*) et de la goyave (*Psidium guajava*) (Altuzar *et al.*, 2004). Par ailleurs, l'intensité du parasitisme augmente en même temps que l'état de maturité du fruit attaqué (Liquido *et al.*, 1991) bien que les femelles de *F. arisanus* soient peu attirées par des fruits tombés au sol (Purcell *et al.*, 1994). Toutefois, en ce qui concerne les stimuli visuels, *F. arisanus* serait particulièrement sensible aux couleurs jaune et blanche (Vargas *et al.*, 1991). Il répond faiblement à la taille de la cible colorée, mais la forme de celle-ci ne semble jouer aucun rôle (Cornelius *et al.*, 1999).

Objectifs

Afin de déterminer les stratégies nécessaires permettant de contrôler des dégâts dus aux mouches des fruits aux Comores, il convient au préalable de disposer un état de lieu bien précis sur l'écologie et la distribution des différentes espèces de Tephritidae présentes sur les différentes îles de l'archipel. Cette thèse a été orientée suivant trois principaux objectifs :

- 1- L'inventaire des espèces de Tephritidae présentes aux Comores, l'étude des fluctuations saisonnières de leurs populations en lien avec les facteurs climatiques et la phénologie des principales plantes-hôtes. Cette étude a été réalisée par le suivi hebdomadaire d'un réseau de piégeage sur les trois îles de l'Union des Comores et par la détermination de la phénologie des plantes présentes sur chaque site durant une période deux ans.
- 2- La détermination de la gamme de plantes-hôtes et l'importance relative des principales espèces de Tephritidae présentes aux Comores. Pour cette partie, des fruits et légumes cultivées et sauvages ont été échantillonnés dans différentes régions de la diversité écoclimatique de l'île de la Grande-Comore suivant leur disponibilité saisonnière durant trois ans.
- 3- L'inventaire des parasitoïdes indigènes des Tephritidae et le suivi de l'acclimatation du parasitoïde ovo-pupal *F. arisanus* introduit de 2013 à 2015 dans le cadre de la coopération régionale pour la protection des végétaux. En plus de déterminer les plantes-hôtes des différentes espèces de Tephritidae, l'échantillonnage des fruits permet également de déterminer la présence des parasitoïdes indigènes des Tephritidae présentes aux Comores. Pour le suivi de l'acclimatation du parasitoïde *F. arisanus*, les échantillonnages des fruits ont été ciblés dans les zones où les lâchers ont été effectués et dans leurs environs.

Cette thèse est divisée en quatre chapitres, un premier chapitre de synthèse bibliographique qui porte sur les connaissances générales des Tephritidae et leurs parasitoïdes. Ensuite, les résultats de deux premiers objectifs principaux sont développés sous formes d'articles dans les chapitres deux et trois. Enfin, les lâchers et le suivi de l'acclimatation du parasitoïde ovo-pupal *F. arisanus* sont décrits dans le chapitre quatre.

Chapitre II

Influence des facteurs climatiques sur la distribution et la dynamique des Tephritidae aux Comores

Chapitre II - Influence des facteurs climatiques sur la distribution et la dynamique des Tephritidae aux Comores

Ce chapitre correspond à l'article publié suivant :

Mze Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L.H., Delatte, H., Chiroleu, F., Allibert, A., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck, P.F. (2016) Invasion by *Bactrocera dorsalis* and niche partitioning among tephritid species in Comoros. *Bulletin of Entomological Research*, 106: 749-758. doi: <https://doi.org/10.1017/S0007485316000456>

Résumé

Dix espèces d'importance économique appartenant à la famille de Tephritidae ont été décrites aux Comores. Cependant, la distribution géographique de ces espèces et la manière dont elles sont affectées par les facteurs climatiques sont très peu connues. Les principaux objectifs de cette étude étaient de caractériser (i) la dynamique des populations de mouches des fruits par rapport à la saison et à la disponibilité des fruits hôtes et (ii) la répartition géographique de Tephritidae par rapport à la température et aux précipitations. L'étude a été menée pendant deux ans sur 11 sites dans trois îles (Grande Comore, Anjouan et Mohéli) de l'archipel. Les sites variaient de 55 à 885 m d'altitude. Pour chaque site, les mouches ont été collectées chaque semaine dans huit pièges (quatre attractifs différents, chacun répété deux fois). La phénologie des plantes a également été notée à chaque semaine. Parmi les espèces de Tephritidae détectées, les plus dominantes étaient l'espèce invasive *Bactrocera dorsalis*, suivie par l'espèce *Ceratitis capitata*. Les espèces de mouches des fruits étaient généralement plus abondantes pendant la saison chaude et pluvieuse que pendant la saison fraîche et sèche. La densité de *B. dorsalis* était plus élevée sur la Grande-Comore que sur les deux autres îles. Sur Anjouan et Mohéli, le nombre de *B. dorsalis* était très faible en 2014, mais a fortement augmenté en 2015, ce qui suggère une invasion récente de ces îles par rapport à la Grande-Comore. Les densités des espèces étaient liées significativement à la fructification de la mangue, de la goyave et du goyavier pour *B. dorsalis* et à la fructification de la mangue, de la goyave et de la mandarine pour *C. capitata*. *Bactrocera dorsalis* était plus abondante dans les zones chaudes et humides de basse altitude, tandis que *C. capitata* était plus abondante dans les zones sèche de moyenne altitude, ce qui suggère une ségrégation de niche via le climat entre les deux espèces.

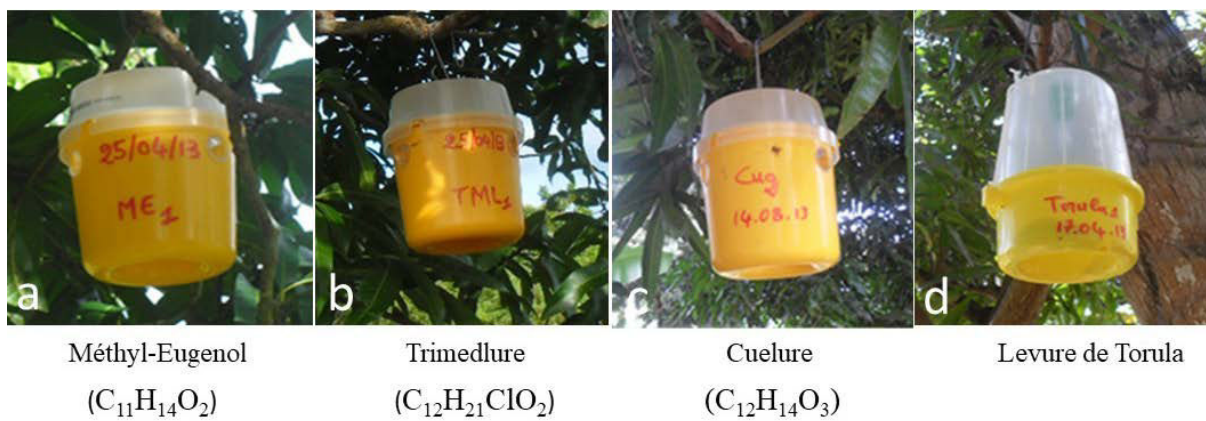


Figure 2. Pièges Maxitrap (a, b, c) contenant les attractifs sexuels et MacPhail (d) contenant un attractif alimentaire

Invasion by *Bactrocera dorsalis* and niche partitioning among tephritid species in Comoros

I. Mze Hassani^{1,2,3}, L.H. Raveloson-Ravaomanarivo³,
H. Delatte¹, F. Chiroleu¹, A. Allibert¹, S. Nouhou²,
S. Quilici¹ and P.F. Duyck^{1*}

¹CIRAD, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France: ²Institut National de Recherche pour l'Agriculture, la Pêche et l'Environnement (INRAPE) Moroni Union des Comores, Mdé Ex-CEFADER, B.P. 289 Moroni, Union des Comores: ³Département d'Entomologie, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, B.P.: 906 Antananarivo, 101, Madagascar

Abstract

Ten economically important species belonging to the Tephritidae have been recorded in Union of the Comoros (an island nation off the coast of East Africa). Little is known about the distribution of these species and how they are affected by climatic factors in the Comoros archipelago. The main objectives of this study were to characterize: (i) the population dynamics of tephritid fruit flies in relation to season and host fruit availability and (ii) the geographic distribution of tephritids in relation to temperature and rainfall. The study was conducted during 2 years at 11 sites on three islands (Grande Comore, Anjouan, and Mohéli) in the archipelago. The site elevations ranged from 55 to 885 m a.s.l. At each site, flies were collected weekly in eight traps (four different lures, each replicated twice). Fruit phenology was also recorded weekly. The dominant tephritid species detected was the invasive *Bactrocera dorsalis* Hendel followed by *Ceratitis capitata* Wiedemann. Tephritid species were generally more abundant during the hot and rainy seasons than during the cold and dry seasons. *Bactrocera dorsalis* numbers were higher on Grande Comore than on the two other islands. On Anjouan and Mohéli, *B. dorsalis* numbers were very low in 2014 but sharply increased in 2015, suggesting a recent invasion of these islands. Abundances were significantly related to the fruiting of mango, strawberry guava, and guava for *B. dorsalis* and to the fruiting of mango, guava, and mandarin for *C. capitata*. *Bactrocera dorsalis* was more abundant in hot and humid low-altitude areas, while *C. capitata* was more abundant in dry medium-altitude areas, suggesting the occurrence of climatic niche partitioning between the two species.

Keywords: population dynamic, niche partitioning, tephritid host fruits, abiotic and biotic factors, insular environment

(Accepted 24 May 2016; First published online 17 June 2016)

Introduction

Introduced, invasive species are a worldwide threat to economies, environments and human health (Pimentel *et al.*, 2005). With respect to invasive agricultural pests, the threat results in part from the high mobility of the organisms and from the opening of new markets for agricultural products.

*Author for correspondence
Phone: +262262499200
Fax: +262262499293
E-mail: duyck@cirad.fr

The Tephritidae family of fruit flies contains more than 5000 species, one-third of which develop in fresh fruits and are important invasive pests (White & Elson-Harris, 1992). In spite of quarantine procedures, several *Bactrocera* species have been accidentally introduced in parts of the world with established fruit industries, and such introductions have often had major economic consequences (Clarke *et al.*, 2005; De Meyer *et al.*, 2010). In most cases, invaded areas were previously occupied by resident species of fruit flies (Duyck *et al.*, 2004). In Africa, for example, the fruit fly *Bactrocera dorsalis* Hendel has invaded areas where many fruit flies in the genus *Ceratitis* are endemic (Mwatawala *et al.*, 2009).

Tephritid distribution and abundance depend on various abiotic factors and especially on temperature and rainfall (Vera *et al.*, 2002; Duyck *et al.*, 2006b). According to De Meyer *et al.* (2010), temperature and rainfall play a major role in regulating populations of *B. dorsalis* and *Ceratitis* species.

The Comoros Archipelago in the Mozambique Channel is composed of four main islands, one of which, Mayotte, is under French administration. The remaining three islands (Grande Comore, Anjouan, and Mohéli) form the Union of the Comoros (or Comoros). Comoros has a total land area of 1660 km² and is located 300 km from the East African Coast and 700 km from Madagascar.

The tephritid fauna in Comoros are poorly known. Many frugivorous fruit flies of economic significance to horticulture and agriculture have dispersed widely across continental Africa, Madagascar, and other archipelagos of the Southwestern Indian Ocean (De Meyer *et al.*, 2012). In their review of tephritids in the Afrotropical region, Cogan & Munro (1980) did not specifically mention the occurrence of any species of African Tephritidae in Comoros (although the authors did indicate that tephritids were widespread in the region). Aubert (1984) noted that the paucity of fruit flies was a notable characteristic of fruit production in the Comoros archipelago. On strawberry guava (*Psidium cattleianum* Sabine), for example, Aubert (1984) observed only *Drosophila* and no tephritids on ripe fruit. For vegetable crops, Norrbom *et al.* (1999) recorded only two species of fruit flies on the islands: *Dacus etiennellus* Munro and *Trirhithrum nigerrimum* (Bezzi). Kassim *et al.* (2000) listed *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett), previously described as *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Virgilio *et al.*, 2015), *Ceratitis capitata* (Wiedemann), *Neoceratitis cyaneus* (Bezzi), and two unidentified *Dacus* species. To date, the most complete study of fruit flies in Comoros was carried out by De Meyer *et al.* (2012), who reported ten species of Tephritidae. Most of these species are widespread throughout the Afrotropical region; only one species, *D. etiennellus* Munro, is endemic to the archipelago, while two other species, *N. cyaneus* (Bezzi) and *Ceratitis malgassa* Munro, are endemic to the islands of the Western Indian Ocean (De Meyer *et al.*, 2012).

Bactrocera dorsalis was found in 2005 on the island of Grande Comore and in 2007 on Mayotte Island in Comoros (De Meyer *et al.*, 2012). *Bactrocera dorsalis* was not found, however, in sampling conducted in 2004 and 2005 on Anjouan and Mohéli islands in Comoros (De Meyer *et al.*, 2012).

Bactrocera dorsalis originated in Asia (Clarke *et al.*, 2005) and was first detected in East Africa in 2003 (Lux *et al.*, 2003). This invasive population of *B. dorsalis* was initially described as *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta & White (Diptera: Tephritidae) (Drew *et al.*, 2005). *Bactrocera invadens* was recently synonymized with *B. dorsalis* based on similarities in

morphology, molecular genetics, and chemoeology, as well as on sexual compatibility (Schutze *et al.*, 2015). Since its first report in Kenya in 2003, *B. dorsalis* has rapidly spread across the African continent and is now known from 20 other countries (Vayssières *et al.*, 2005; Ekesi *et al.*, 2006; Manrakhan *et al.*, 2015). When *B. dorsalis* has been introduced into an area already occupied by other polyphagous tephritids, interspecific competition has resulted in population decreases for *C. capitata*, *C. cosyra*, and *C. rosa* (Mwatawala *et al.*, 2006a).

The main objective of this study was to describe the population dynamics of tephritids in Comoros during the invasion of *B. dorsalis*. We first characterize the tephritid species and the population dynamics of *B. dorsalis* and other important tephritid species in relation to season and host fruit availability. We then describe the geographic distribution of these tephritids in relation to temperature and rainfall. Finally, we discuss climatic niche partitioning among the main invasive species.

Materials and Methods

Study sites

This research was carried out on the three island of Comoros between August 2013 and August 2015. Grande Comore is about 80 km from Anjouan, while Mohéli is about 40 km from the other two islands (fig. 1). The maximum altitude is 2361, 1575, and 860 m for Grande Comore, Anjouan, and Mohéli, respectively. Although these three volcanic islands have very different climatic conditions, all three have a hot and rainy season from November to April (28–32°C in the lowlands) and a cool and dry season from May to October (24–27°C in the lowlands).

Samples of fruit flies were collected from 11 study sites, with six sites on Grande Comore, three on Anjouan, and two on Mohéli (table 1, fig. 1). The altitude of these sites ranged from 55 to 885 m a.s.l., and the area of each site ranged from 1200 to 3000 m². The sites were orchards of mainly orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck), mango (*Mangifera indica* L.), guava (*Psidium guajava* L.), strawberry guava, or mandarin (*Citrus reticulata* Blanco). No pesticides were applied in these orchards during the study.

Trapping and species identification

Fruit flies were trapped in Maxitrap-type traps (Sociedad Española de Desarrollos Químicos, Barcelona, Spain) containing sexual attractants and in McPhail-type traps (Suterra Bend; Barcelona, Spain) containing a liquid food attractant. Each Maxitrap-type trap contained one of the following three pheromones: methyl eugenol, which attracts males of *B. dorsalis*; Trimedlure, which attracts males of *Ceratitis* species; and Cue-lure, which attracts males of *Dacus* species and other *Bactrocera* species (Vayssières *et al.*, 2005; Ekesi *et al.*, 2006; De Meyer *et al.*, 2012). Sexual attractants (Biosystèmes, France) were renewed every 2 months and insecticides were renewed every 4 months.

The McPhail-type trap consists of a transparent cover and a yellow base containing 200 ml of water plus two torula yeast tablets. The torula yeast attracts both sexes of most species of Tephritidae. Yeast is less attractive than sexual attractants, but it enables the collection of a wider range of species. The liquid containing the yeast tablets was changed weekly.

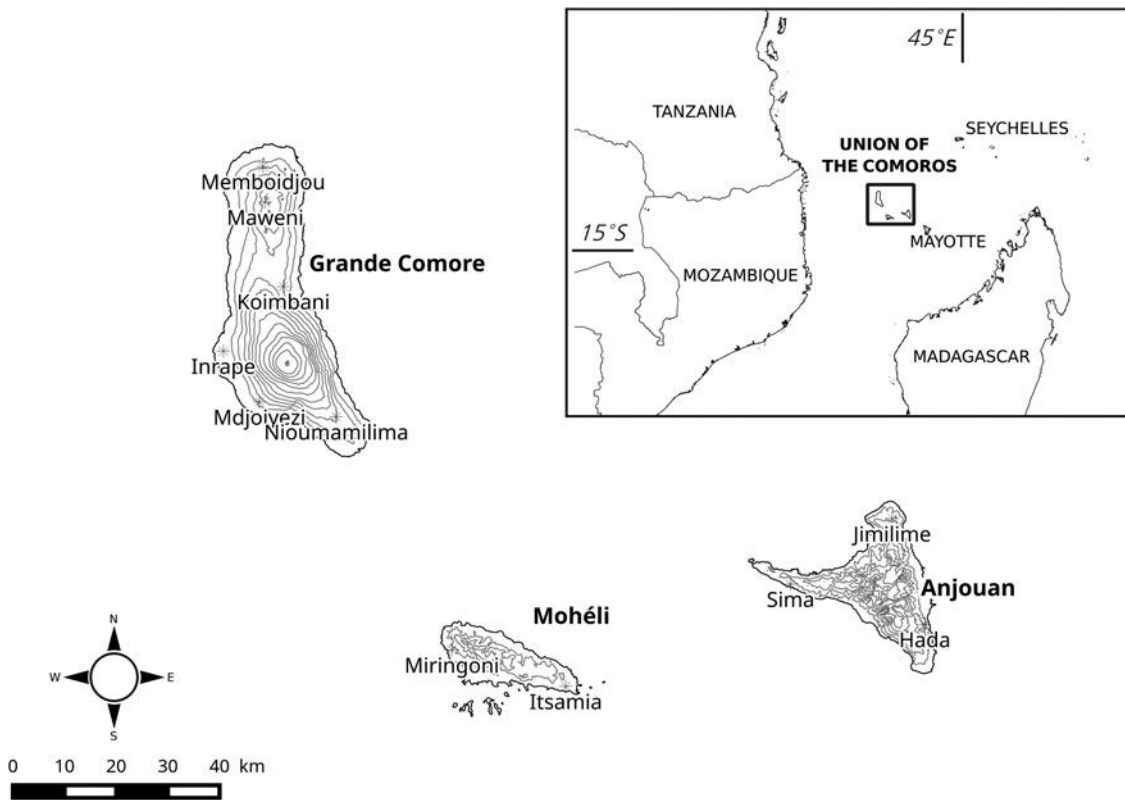


Fig. 1. Map showing the 11 study sites on the three islands of Union of the Comoros: Grande Comore, Anjouan, and Mohéli. Topographic contours of 200 m are indicated.

Table 1. Site descriptions and main host fruits present.

Island	Site	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Host fruit abundance
Grande Comore	Inrape	11.73672 S	43.24771 E	55	M(4), Cs (1), Pg(1)
	Mdjoyezi	11.83228 S	43.30953 E	265	Cs(4), M(3), Pg(1)
	Nioumamilima	11.86622 S	43.44980 E	593	Cs(4), Pc(4), Pg(1)
	Maweni	11.47029 S	43.33835 E	885	Cs(4), Pc(4), Pg(1), Cr(1)
	Memboidjou	11.40558 S	43.33752 E	347	Cs (3), Cr(2), M(2)
	Koimbani	11.62498 S	43.36421 E	413	M(5)
Anjouan	Jimilime	12.10031 S	44.46766 E	332	M(3)
	Aada	12.29583 S	44.51896 E	295	M(4), Pg(1)
	Sima	12.21079 S	44.27381 E	110	M(4)
Mohéli	Itsamia	12.37678 S	43.84870 E	69	Cs(5), M(1)
	Miringoni	12.30020 S	43.64148 E	76	M(4), Cs (1)

M, *Mangifera indica*; Cs, *Citrus sinensis*; Cr, *Citrus reticulata*; Pc, *Psidium cattleianum*; Pg, *Psidium guajava*, host fruit abundance noted from 1 to 5 in brackets.

The four kinds of traps (Maxitrap-type traps with three kinds of lures and McPhail-type traps with one kind of lure) were deployed at each site, and each kind of trap was represented by two replicates, so that eight traps were randomly deployed per site. The traps were at least 30 m apart. The trapped tephritids were collected weekly and were counted and identified to species in the laboratory.

The presence of host fruits suitable for tephritid infestation was noted each week. For each site, climate data were provided by the Agence Nationale de l'Aviation Civile et de la Météorologie (ANACM, Moroni).

Statistical analysis

Generalized linear mixed-effects models (GLMMs (Bolker *et al.*, 2009)) with a Poisson error were used to analyze *B. dorsalis* and *C. capitata* abundances as a function of island and presence of host fruits suitable for infestation by tephritids treated as fixed effects and site treated as random effects. The cumulative abundance of *B. dorsalis* and *C. capitata* over the two years for each of the 88 traps was analyzed by GLMMs; the fixed effects were mean annual temperature, mean annual rainfall, and the quadratic effects of these two

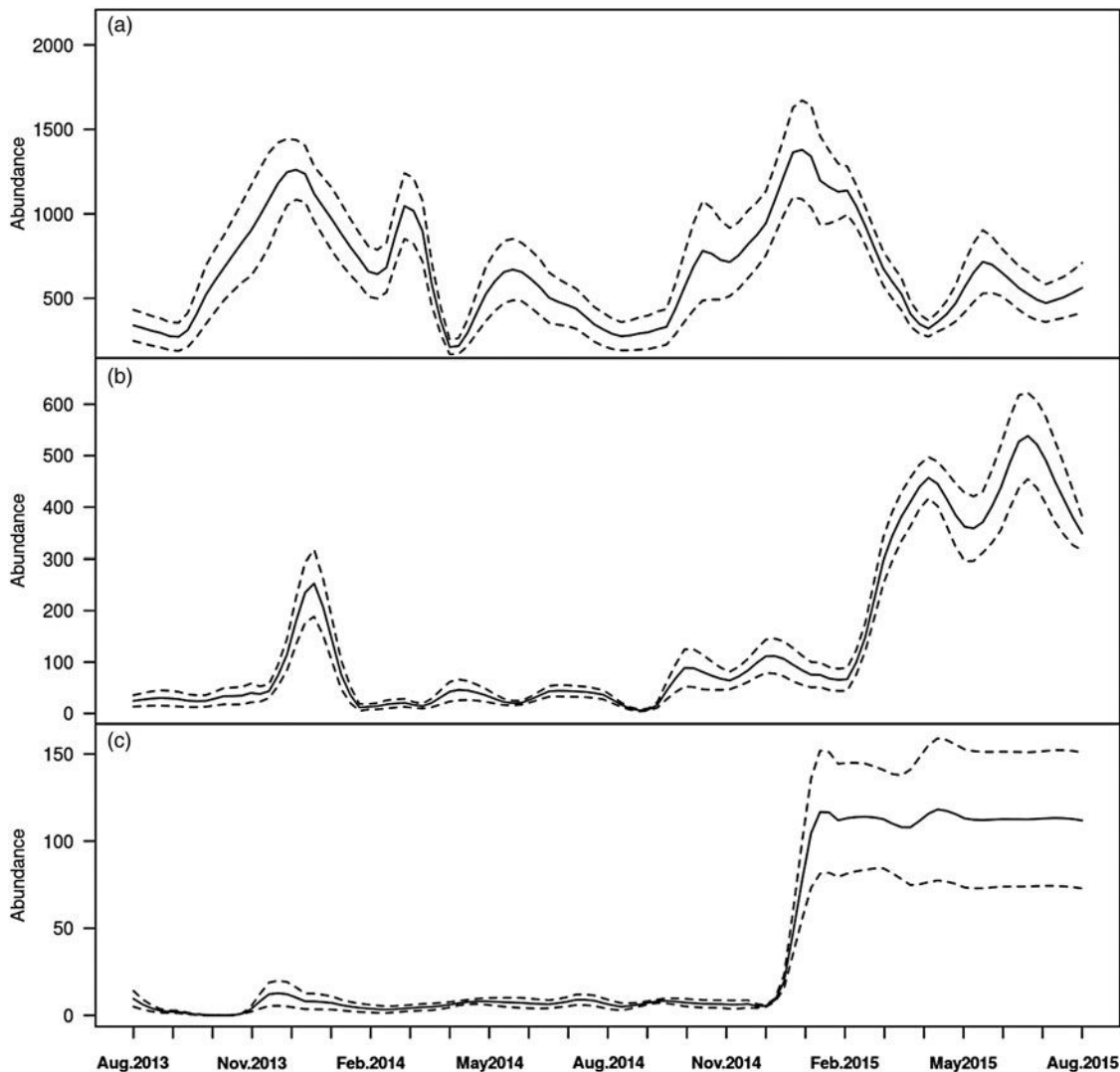


Fig. 2. Number of flies of *Bactrocera dorsalis* collected per site and per week on (a) Grande Comore, (b) Anjouan, and (c) Mohéli. The solid line indicates the mean, and the dashed lines indicate \pm SE. Note the change in scale between the three graphs.

continuous variables; in addition, island was treated as a random effect. Analyses were performed using R software (R Development Core Team, 2014).

Results

Tephritid diversity

A total of five tephritid species were detected: *B. dorsalis*, *C. capitata*, *D. bivitatus* Bigot, *D. punctatifrons* Karsch, and *D. ciliatus* Loew. The total number of flies captured was 878,849 on Grande Comore, 92,731 on Anjouan, and 17,926 on Mohéli. *Bactrocera dorsalis* was the dominant species, with 860,010 individuals trapped on Grande Comore, 91,946 on Anjouan, and 17,606 on Mohéli. *Ceratitis capitata* was the next most abundant species, with 8093, 507, and 206 individuals captured on Grande Comore, Anjouan, and Mohéli, respectively. For *D. bivitatus*, 8600, 308, and 112 individuals were captured on Grande Comore, Anjouan, and Mohéli,

respectively. *Dacus ciliatus* was only trapped on Anjouan (61 individuals), while *D. punctatifrons* was only trapped on Grande Comore (2141 individuals) and on Anjouan (18 individuals).

Population dynamics and influence of host fruits and season

On the three islands, the numbers of trapped flies were high during the hot and rainy season (December–April). On Grande Comore, the mean abundance of *B. dorsalis* per site was higher during the hot and rainy season than during the cold and dry season (fig. 2a); the same was true for the mean abundance of *C. capitata* per site (fig. 3a). Regardless of sampling time, *B. dorsalis* was the dominant species. On Anjouan Island, *B. dorsalis* abundance was also highest during the hot and rainy season (fig. 2b). Numbers of *B. dorsalis* on Anjouan increased sharply in 2015 (fig. 2b). On Mohéli, *B. dorsalis* and *C. capitata* were also more abundant during

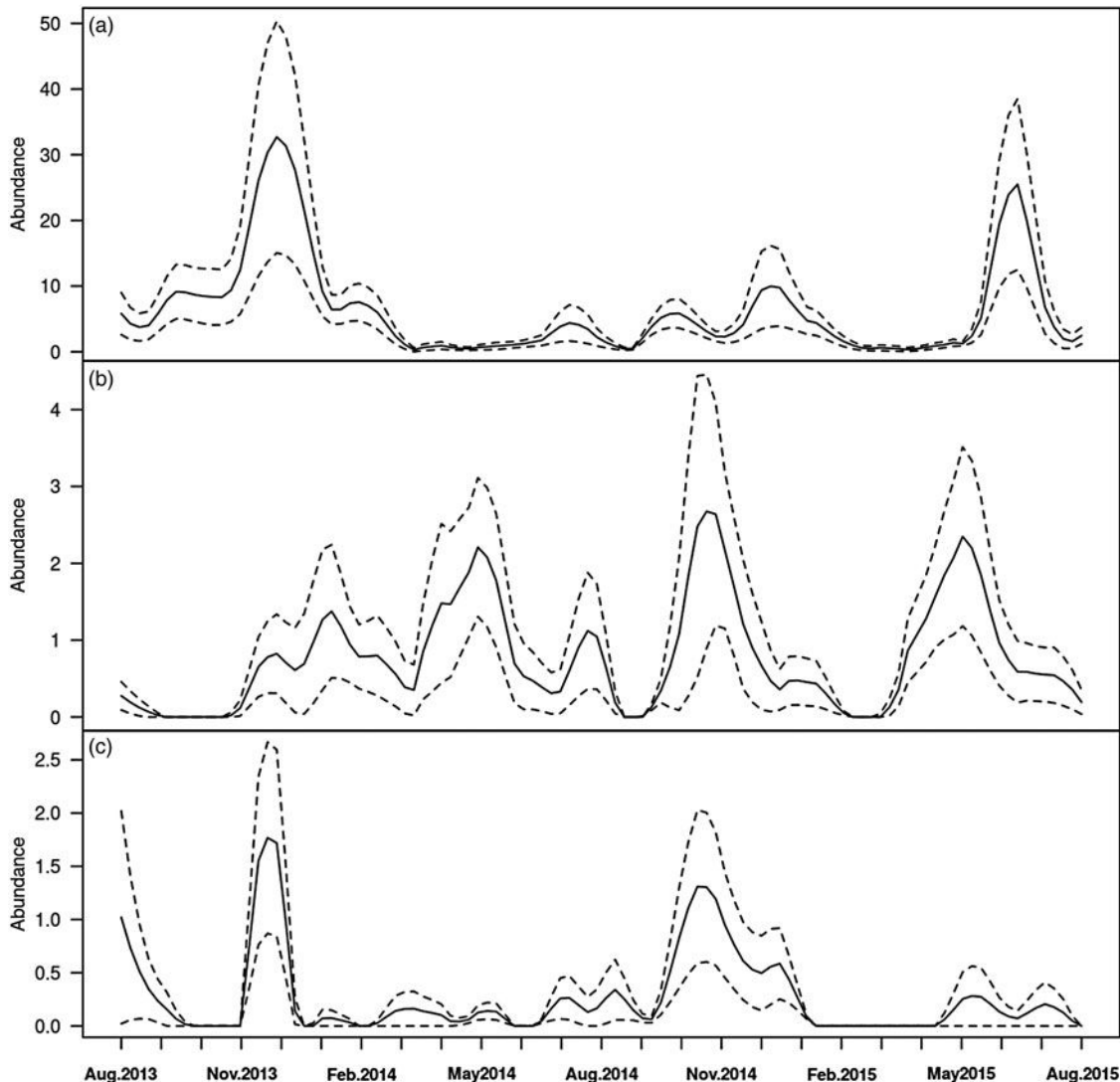


Fig. 3. Number of flies of *Ceratitis capitata* collected per site and per week on (a) Grande Comore, (b) Anjouan, and (c) Mohéli. The solid line indicates the mean, and the dashed lines indicate \pm SE. Note the change in scale between the three graphs.

the hot and rainy season (figs 2c and 3c), and *B. dorsalis* numbers increased sharply in 2015 (fig. 2c).

In addition to being related to season, tephritid numbers were related to the presence of host fruits suitable for tephritid infestation at each site. On Grande Comore, two large peaks in *B. dorsalis* abundance occurred in December, and two small peaks occurred in June during both years (fig. 2a). The large peaks coincided with the presence of mango fruits, while small peaks coincided with the presence of orange fruits and mandarin fruits (fig. 4a). In 2014, a peak was observed in March, which coincided with the presence of guava and other host fruits (fig. 4a). For *C. capitata* on Grande Comore, two peaks in June coincided with presence of orange and tangerine fruits (fig. 4a).

On Anjouan, the peak in *B. dorsalis* numbers in December coincided with the presence of mango fruits, while the increase in numbers beginning in March 2015 was unrelated to the presence of host fruit at the study sites. Although *C. capitata* numbers were low on Anjouan, peaks in numbers of this

species in December coincided with the presence of mango fruits (fig. 4b). Peaks in numbers of *C. capitata* in May might be related to the presence of fruits outside the sites that were not recorded in the study.

On Mohéli, *B. dorsalis* and *C. capitata* numbers were very low but peaks in the numbers of these two species coincided with the presence of mango fruits (fig. 4c).

Results from GLMMs with Poisson error showed that once the effects of island were accounted for, *B. dorsalis* abundance was significantly related to the presence of the main host fruits for each site and each week ($P < 0.0001$); the estimates were highest for mango followed by strawberry guava and guava (table 2). *Ceratitis capitata* abundance was also significantly related to the presence of main host fruits; the estimates were highest for mango followed by guava and mandarin (table 2). *Ceratitis capitata* abundance was negatively related to the presence of strawberry guava and was unrelated to the presence of orange fruit ($P > 0.05$, table 2).

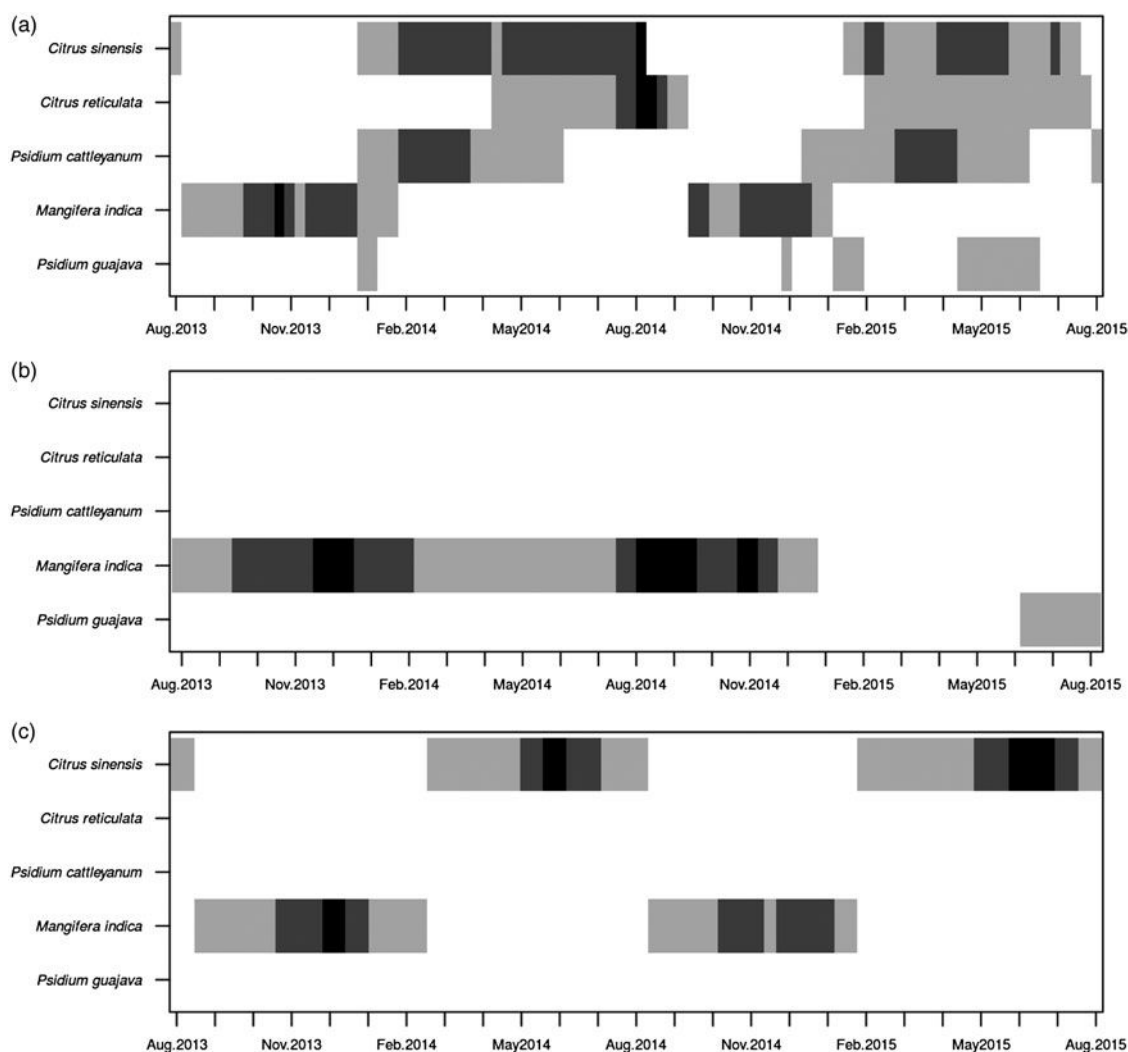


Fig. 4. The presence of host fruit suitable for infestation by tephritids at the study sites during the sampling period on (a) Grande Comore, (b) Anjouan, and (c) Mohéli. The abundance of the fruit of each host (independent of other hosts) was rated weekly on a scale from 0 (no suitable fruit present) to 3 (fruit at maximum abundance). Ratings of 0 and 3 are indicated by white and black bars, respectively, and intermediate ratings are indicated by intermediate colors.

Table 2. Analyses of the abundance of *Bactrocera dorsalis* and *Ceratitis capitata* by generalized mixed-effect models with Poisson error as a function of the presence of host fruits suitable for infestation by tephritids.

	<i>B. dorsalis</i>			<i>C. capitata</i>		
	Estimate	SE	P value	Estimate	SE	P value
(Intercept)	2.810	0.623	<0.0001	-1.682	1.117	0.132
Grande Comore	2.483	1.052	0.018	2.672	1.510	0.077
Mohéli	-1.975	0.602	0.001	0.204	1.580	0.897
Fruit identity						
Mango	0.780	0.003	<0.0001	1.157	0.026	<0.0001
Strawberry guava	0.762	0.007	<0.0001	-0.592	0.077	<0.0001
Guava	0.478	0.007	<0.0001	0.977	0.116	<0.0001
Mandarin	0.220	0.005	<0.0001	0.755	0.060	<0.0001
Orange	0.106	0.003	<0.0001	0.067	0.053	0.206

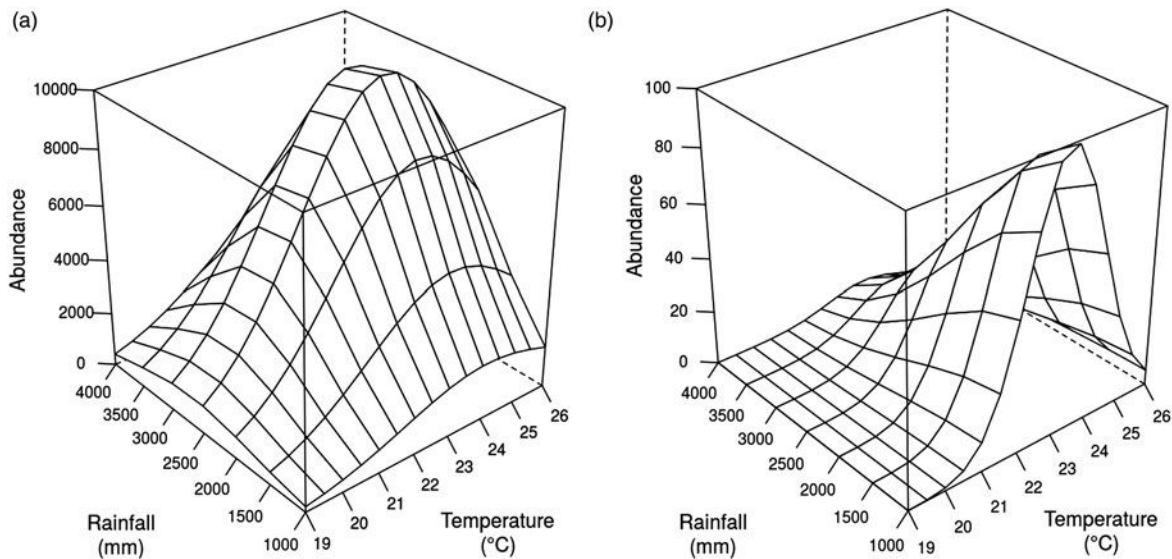


Fig. 5. Mean cumulative abundance per trap of (a) *Bactrocera dorsalis* adults and (b) *Ceratitis capitata* adults as a function of temperature and rainfall (fitted from the model). Results of analysis of deviance are presented in the Results section. Note the change in scale between the two graphs.

Influence of climatic variables

Mixed-effects models indicated significant effects of temperature and rainfall and of quadratic terms of temperature on *C. capitata* abundance ($P < 0.0001$), and significant effects of temperature and quadratic terms of temperature and rainfall on *B. dorsalis* abundance ($P < 0.0001$). *Bactrocera dorsalis* abundance strongly increased with temperature up to a mean temperature of 25°C and was highest with a mean annual rainfall of about 3000 mm (fig. 5). *Bactrocera dorsalis* abundance decreased sharply when mean annual rainfall was <2500 mm or >3500 mm. *Ceratitis capitata* abundance was highest with an annual mean temperature of about 23°C and with an annual mean rainfall between 1000 and 1500 mm (fig. 5). *Ceratitis capitata* abundance decreased sharply as annual rainfall exceeded 2000 mm. Overall, *B. dorsalis* abundance was highest with high temperatures and medium rainfall, while *C. capitata* abundance was highest with medium temperatures and low rainfall.

Discussion

Tephritid diversity in Comoros

From 2013 to 2015, traps containing methyl eugenol, Trimedlure, Cue-lure, or torula yeast captured five tephritid species on the three islands of the Comoros archipelago: *B. dorsalis*, *C. capitata*, *D. bivittatus*, *D. punctatifrons*, and *D. ciliatus*. These five species are among the ten species observed in the archipelago by De Meyer *et al.* (2012). In the current study, the dominant species on all three islands was *B. dorsalis*.

We did not find *Z. cucurbitae*, a species detected in Comoros by Kassim *et al.* (2000) but not detected by De Meyer *et al.* (2012). Because *Z. cucurbitae* is strongly attracted to Cue-lure and is generally highly invasive, we suggest that it was absent from Comoros at the time of our study. The endemic species *D. etiennellus* was not detected in our study by either Cue-lure or torula yeast. De Meyer *et al.* (2012) were

uncertain whether this species is attracted to Cue-lure. *Dacus vertebratus*, which was not detected in our study, is not attracted to Cue-lure but is attracted to Vert lure (White & Elson-Harris, 1992; Ekesi *et al.*, 2006). In a previous study, one female of this species was captured in a Cue-lure trap (De Meyer *et al.*, 2012). In the current study, *D. ciliatus* was only detected on Anjouan and only in traps containing torula yeast. The presence of *D. ciliatus* on Anjouan can probably be explained by the presence near the study sites of many cucurbit hosts such as chayote (*Sechium edule*), cucumber (*Cucumis sativus*), and pumpkin (*Cucurbita maxima*). *Dacus ciliatus* males are not attracted to Cue-lure or Vert lure (De Meyer *et al.*, 2012). *Ceratitis malgassa* was identified for the first time in Comoros on Anjouan in 2004; it was captured in traps containing torula yeast (De Meyer *et al.*, 2012). Even though torula yeast was used, *C. malgassa* was not detected in the current study. *Ceratitis malgassa* males are attracted to Trimedlure (De Meyer *et al.*, 2012) and have some preferred host fruit such as strawberry guava and *Citrus* spp. (Dubois, 1965). The latter two kinds of fruit were common at our study sites, suggesting that if *C. malgassa* is still present in Comoros, its numbers are probably very low.

Ceratitis capitata was more abundant at low than at high altitudes. This species was previously observed in Comoros (Kassim *et al.*, 2000) and was considered the most damaging fruit fly in the archipelago before 2005. Since the introduction of *B. dorsalis* in 2005, however, almost all fruit losses in Comoros have been caused by this invasive species. We suspect that invasion of Comoros by the polyphagous species *B. dorsalis* has modified the tephritid species community and may lead to local extinction of some species.

Population dynamics as related to the presence of host fruit and season

The population dynamics of tephritids in Comoros differed among species and depended on climatic conditions and the

presence of host fruit. The results of this study demonstrate that tephritid abundance also differed greatly among the three islands. All species except *D. ciliatus*, which was detected only on Anjouan, were more abundant on Grande Comore than on Mohéli and Anjouan. *Bactrocera dorsalis* was the dominant species, and its numbers increased from late 2014 into early 2015 on Mohéli and Anjouan. In the first collections, the numbers of *B. dorsalis* trapped in methyl eugenol were low on Anjouan and very low on Mohéli. The increase of this species on these two islands but not on Grande Comore in 2015 may be explained by time of invasion, i.e. *B. dorsalis* may have invaded Anjouan and Mohéli after it invaded Grande Comore. According to De Meyer *et al.* (2012), the traps containing methyl eugenol that were used in 2004–2005 during the Regional Plant Protection Network (PRPV) program failed to detect *B. dorsalis* on Anjouan and Mohéli. Cunningham (1989) considered methyl eugenol to be one of the most powerful lures of *B. dorsalis* males, and Shelly *et al.* (2010) suggested that two methyl eugenol-baited traps per km² would be able to detect small numbers of *B. dorsalis*. These reports overall suggest that *B. dorsalis* was absent on Mohéli and Anjouan in 2004–2005. The presumed subsequent invasion of these two islands may be due to their proximity to Grande Comore, to the substantial exchange of fruits and vegetables among the islands, and to the weakness of phytosanitary surveillance and control measures in the archipelago.

The presence of host fruits clearly influenced the abundance of tephritids in Comoros. The presence of mango, strawberry guava, and guava fruits was linked to increases in *B. dorsalis* abundance, while the presence of mango, guava, and mandarin fruits was linked to increases in *C. capitata* abundance. These fruits seem to be the main hosts for these two tephritid species in Comoros. These findings are consistent with studies in other locations. Thus, mango and guava were found to be good hosts for *B. dorsalis* in Tanzania (Mwatawala *et al.*, 2006b). In Kenya, *B. dorsalis* infests a wide range of fruit species and causes substantial damage to mangos and citrus (Rwomushana *et al.*, 2008). The latter authors also reported, however, that *B. dorsalis* infestation rates were low on all citrus species, indicating that these fruits are unfavorable hosts for *B. dorsalis* in Tanzania (Mwatawala *et al.*, 2009). Increasing numbers of *B. dorsalis* appear to be directly linked to the presence of mango and guava (Vayssières *et al.*, 2005; Mwatawala *et al.*, 2006a). Peaks in numbers of *C. capitata* were previously found to be associated with mango, guava, and mandarin, which are recognized as important hosts of this species (Liquido *et al.*, 1991). Although orange and strawberry guava are recognized as hosts of *C. capitata* in other parts of the world (Duyck *et al.*, 2008), their presence was either unrelated to or was negatively related to *C. capitata* abundance in the current study. Because strawberry guava seems to be a major host of *B. dorsalis* on Grande Comore, we hypothesize that *C. capitata* is displaced by *B. dorsalis* during the strawberry guava fruiting season.

Our study shows that climatic variables may affect the distribution of tephritid species in Comoros. The mean abundance of *B. dorsalis* increased during the hot and rainy season. A relationship between the start of the rainy season and increase in *B. dorsalis* numbers and damage to mango was previously observed in both Eastern and Western Africa (Vayssières *et al.*, 2005; Mwatawala *et al.*, 2006a).

Species invasion, interspecific competition, and niche partitioning

Some of the tephritid species previously detected in Comoros but not captured in the baited traps in this study may have been present in very small numbers or may have been absent. Some *Bactrocera* species are highly competitive and able to displace indigenous *Ceratitidis* species from host fruits (Mwatawala *et al.*, 2006a; Duyck *et al.*, 2008). Following the arrival of *B. dorsalis* and its increase in Comoros, strong competition may have occurred with *Ceratitidis* species. Even though *C. capitata* and *C. malgassa* are attracted to Trimedlure (De Meyer *et al.*, 2012), few *C. capitata* and no *C. malgassa* were captured on the three islands in the current study. These results suggest that the invasion of *B. dorsalis* may have led to a substantial decline in *C. capitata* abundance and to the local extinction of *C. malgassa*. This is only an inference, however, because data are lacking for *C. capitata* and *C. malgassa* numbers before the establishment of *B. dorsalis* on these islands.

The classification along the *r*–*K* gradient is a good indicator of the invasiveness of tephritid species (Duyck *et al.*, 2006a). *Ceratitidis capitata* is a relatively *r*-selected species, while *B. dorsalis* is a relatively *K*-selected species (Rwomushana *et al.*, 2008). According to Ekesi *et al.* (2006), *B. dorsalis* possesses some *K*-strategy characteristics and also an important *r*-strategy characteristic. Besides being a good disperser, *B. dorsalis* also appears to be an aggressive invader that dominates several indigenous pest species (Mwatawala *et al.*, 2006a).

The results indicate that niche partitioning occurs between the invasive species *B. dorsalis* and *C. capitata*. *Bactrocera dorsalis* numbers strongly increased with temperature and remained high with average annual rainfall up to 3000 mm; as annual rainfall exceeded 3000 mm, *B. dorsalis* numbers declined. *Ceratitidis capitata* numbers also increased with temperature but decreased with annual rainfall >1500 mm. This agrees with other studies showing that *C. capitata* pupae are harmed by immersion (Duyck *et al.*, 2006b), while *C. capitata* adults are tolerant to desiccation (Weldon *et al.*, 2016). Previous results suggest that *B. dorsalis* prefers a hot and humid environment (De Meyer *et al.*, 2010; De Villiers *et al.*, 2016). The distribution and population dynamics of tephritids is closely related to temperature, rainfall, and other abiotic factors (Vera *et al.*, 2002; Duyck *et al.*, 2006b). Interspecific competition and climatic niche partitioning was documented in Hawaii in 1945, when *B. dorsalis* largely displaced *C. capitata* from coastal zones. *Ceratitidis capitata* had itself been introduced in 1910 and had become a major pest throughout Hawaii. Following the invasion of Hawaii by *B. dorsalis*, *C. capitata* has generally been restricted to cooler locations at high altitudes where *B. dorsalis* is not found (Vargas *et al.*, 1995).

Conclusion

In conclusion, a total of five tephritid species were detected during 2 years of trapping in the Comoros archipelago. *Bactrocera dorsalis* was the dominant species at most sites and in all seasons. The average number of *B. dorsalis* trapped was higher during the hot and rainy season than during the cool and dry season. Increases in numbers of tephritid specimens were associated with the presence of main fruits of hosts such as mango, guava, and citrus. The results suggest possible interspecific competition between *B. dorsalis* and *C. capitata*.

and *C. malgassa*. Invasion by *B. dorsalis* may have caused the local extinction of *C. malgassa* and the displacement of *C. capitata* to higher altitudes. Invasion by *B. dorsalis* seems to have occurred more recently on Mohéli and Anjouan than on Grande Comore, as indicated by the sharp increase in *B. dorsalis* abundance in 2015.

Acknowledgements

We thank Ibrahim Abdou Ahmed (INRAPE Technician on Mohéli), Ali Ahamadi Combo, and Nassimoudine Ali Ben Cheik (Phytosanitary Inspectors on Anjouan) for their help with the field work. We thank B. Jaffee for revising the English. We thank the Institut National de Recherche pour l'Agriculture, la Pêche et l'Environnement (INRAPE Union of the Comoros), for welcoming us to their laboratories. This work was funded by the Regional Program of Crops Protection (ePRPV), European Union: European regional development fund (ERDF), by the Conseil Régional de la Réunion and by the Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). IMH was funded by the CIRAD/AIRD scholarship. Special thanks to Serge Quilici, who initiated this study and who died on 1 March 2015.

References

- Aubert, B. (1984) Les cultures fruitières dans l'archipel des Comores, une évaluation phytosanitaire. *Compte-rendu de mission effectué à la demande de la FAO du 2 au 10 mai 1984*. 1, 14.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 127–135.
- Clarke, A.R., Armstrong, K.F., Carmichael, A.E., Milne, J.R., Raghu, S., Roderick, G.K. & Yeates, D.K. (2005) Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology* 50, 293–319.
- Cogan, B. & Munro, H. (1980) Family Tephritidae. *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. London, British Museum (Natural History), pp. 518–554.
- De Meyer, M., Robertson, M.P., Mansell, M.W., Ekesi, S., Tsuruta, K., Mwaiko, W., Vayssières, J. & Peterson, A.T. (2010) Ecological niche and potential geographic distribution of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera, Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research* 100, 35–48.
- De Meyer, M., Quilici, S., Franck, A., Chadhouliati, A., Issimaila, M., Youssoufa, M., Abdoul-Karime, A.-L., Barbet, A., Attié, M. & White, I. (2012) Records of frugivorous fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacini) from the Comoro archipelago. *African Invertebrates* 53, 1–9.
- De Villiers, M., Hattingh, V., Kriticos, D.J., Brunel, S., Vayssières, J.F., Sinzogan, A., Billah, M.K., Mohamed, S.A., Mwatawala, M., Abdelgader, H., Salah, F.E. & De Meyer, M. (2016) The potential distribution of *Bactrocera dorsalis*: considering phenology and irrigation patterns. *Bulletin of Entomological Research* 106, 19–33.
- Drew, R.A.I., Tsuruta, K. & White, I.M. (2005) A new species of pest fruit fly (Diptera: Tephritidae: Dacinae) from Sri Lanka and Africa. *African Entomology* 13, 149–154.
- Dubois, J. (1965) La mouche des fruits malgache (*Ceratitidis malgassa* Munro) et autres insectes des agrumes, pêchers et pruniers à Madagascar. *Fruits* 20, 435–460.
- Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* 29, 511–520.
- Duyck, P.F., David, P., Junod, G., Brunel, C., Dupont, R. & Quilici, S. (2006a) Importance of competition mechanisms in successive invasions by polypahagous tephritids in La Réunion. *Ecology* 87, 1770–1780.
- Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2006b) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology* 75, 518–526.
- Duyck, P.F., David, P., Pavoine, S. & Quilici, S. (2008) Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology* 33, 439–452.
- Ekesi, S., Nderitu, P.W. & Womushana, R.I. (2006) Field infestation, life history and demographic parameters of *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Bulletin of Entomological Research* 96, 379–386.
- Kassim, M., Soilihi, A., Price, N. & Seewooruthun, I. (2000) Les mouches des fruits à la république fédérale islamique des Comores. pp. 71–72 in *Proceedings of the Indian Ocean Commission, Regional Fruit Fly Symposium*. Mauritius, Indian Ocean Commission.
- Liquido, N.J., Shinoda, L.A. & Cunningham, R.T. (1991) Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): an annotated world review. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 77, 1–52.
- Lux, S.A., Copeland, R.S., White, I.M., Manrakhan, A. & Billah, M.K. (2003) A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Insect Science and its Application* 23, 355–361.
- Manrakhan, A., Venter, J.H. & Hattingh, V. (2015) The progressive invasion of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in South Africa. *Biological Invasions* 17, 2803–2809.
- Mwatawala, M.W., De Meyer, M., Makundi, R.H. & Maerere, A.P. (2006a) Seasonality and host utilization of the invasive fruit fly, *Bactrocera invadens* (Dipt., Tephritidae) in central Tanzania. *Journal of Applied Entomology* 130, 530–537.
- Mwatawala, M.W., De Meyer, M., Makundi, R.H. & Maerere, A.P. (2006b) Biodiversity of fruit flies (Diptera, Tephritidae) in orchards in different agro-ecological zones of the Morogoro region, Tanzania. *Fruits* 61, 321–332.
- Mwatawala, M., De Meyer, M., Makundi, R. & Maerere, A. (2009) Host range and distribution of fruit-infesting pestiferous fruit flies (Diptera, Tephritidae) in selected areas of Central Tanzania. *Bulletin of Entomological Research* 99, 629–641.
- Norrbom, A., Carroll, L., Thompson, F., White, I. & Freidberg, A. (1999) Systematic database of names. *Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information Database*. *Myia* (1998) 9, 65–251.
- Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52, 273–288.
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing.
- Rwomushana, I., Ekesi, S., Gordon, I. & Ogol, C.K.P.O. (2008) Host plants and host plant preference studies for *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Kenya, a new invasive fruit

- fly species in Africa. *Annals of the Entomological Society of America* **101**, 331–340.
- Schutze, M.K., Aketarawong, N., Amornsak, W., Armstrong, K. F., Augustinos, A.A., Barr, N., Bo, W., Bourtzis, K., Boykin, L.M., CáCeres, C., Cameron, S.L., Chapman, T.A., Chinvinijkul, S., Chomič, A., De Meyer, M., Drosopoulou, E., Englezou, A., Ekesi, S., Gariou-Papalexiou, A., Geib, S.M., Hailstones, D., Hasanuzzaman, M., Haymer, D., Hee, A.K.W., Hendrichs, J., Jessup, A., Ji, Q., Khamis, F.M., Krosch, M.N., Leblanc, L.U.C., Mahmood, K., Malacrida, A. R., Mavragani-Tsipidou, P., Mwatawala, M., Nishida, R., Ono, H., Reyes, J., Rubinoff, D., San Jose, M., Shelly, T.E., Srikachar, S., Tan, K.H., Thanaphum, S., Haq, I., Vijaysegaran, S., Wee, S.L., Yesmin, F., Zacharopoulou, A. & Clarke, A.R. (2015) Synonymization of key pest species within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae): taxonomic changes based on a review of 20 years of integrative morphological, molecular, cytogenetic, behavioural and chemoecological data. *Systematic Entomology* **40**, 456–471.
- Shelly, T., Nishimoto, J., Diaz, A., Leathers, J., War, M., Shoemaker, R., Al-Zubaidy, M. & Joseph, D. (2010) Capture probability of released males of two *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) in detection traps in California. *Journal of Economic Entomology* **103**, 2042–2051.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A. & Nishida, T. (1995) Colonization of newly planted coffee fields : dominance of Mediterranean fruit fly over Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology* **88**, 620–627.
- Vayssières, J.-F., Goergen, G., Lokossou, O., Dossa, P. & Akponon, C. (2005) A new *Bactrocera* species in Benin among mango fruit fly (Diptera: Tephritidae) species. *Fruits* **60**, 371–377.
- Vera, M.T., Rodriguez, R., Segura, D.F., Cladera, J.L. & Sutherst, R.W. (2002) Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. *Environmental Entomology* **31**, 1009–1022.
- Virgilio, M., Jordaens, K., Verwimp, C., White, I.M. & De Meyer, M. (2015) Higher phylogeny of frugivorous flies (Diptera, Tephritidae, Dacini): localised partition conflicts and a novel generic classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **85**, 171–179.
- Weldon, C.W., Boardman, L., Marlin, D. & Terblanche, J.S. (2016) Physiological mechanisms of dehydration tolerance contribute to the invasion potential of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) relative to its less widely distributed congeners. *Frontiers in Zoology* **13**, 15.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992) *Fruit Flies of Economic Significance: their Identification and Bionomics*. Wallingford, UK, CAB International.

Chapitre III

Gammes de plantes hôtes des différentes espèces de Tephritidae présentes aux Comores

Chapitre III – Gammes de plantes hôtes des différentes espèces de Tephritidae présentes aux Comores

Ce chapitre correspond à l'article soumis suivant :

Mze Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L.H., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck, P.F.
Dominance of the invasive *Bactrocera dorsalis* among tephritids in host fruits in Comoros.

Bulletin of Entomological Research. Soumis le 04 Novembre 2016

Résumé

Comme dans de nombreux pays africains, *B. dorsalis* a envahi l'archipel des Comores où plusieurs autres espèces de mouches des fruits (Tephritidae) étaient déjà présentes. Les mouches des fruits sont un problème majeur aux Comores, mais leurs gammes d'hôtes sont mal connues. Les plantes-hôtes des mouches des fruits des Comores ont été étudiées en recueillant un total de 3919 échantillons de 42 espèces de fruits appartenant à 22 familles (représentant des variétés cultivées et sauvages). Les résultats ont montré que 22 espèces fruitières de 11 familles étaient infestées par des mouches des fruits. Six espèces de Tephritidae ont été détectées dans les fruits échantillonnés, et 91% des individus ont été identifiés comme *B. dorsalis*. Cette dernière espèce domine certains fruits hôtes, comme la mangue et les agrumes, précédemment dominés par *C. capitata*. En plus des Tephritidae, quatre parasitoïdes de mouches des fruits ont été détectés dans les échantillons de fruits. L'un d'entre eux, le parasitoïde ovo-pupal *F. arisanus*, a récemment été introduit aux Comores, s'est acclimaté, et pourrait aider au contrôle de *B. dorsalis*. Des études sont nécessaires pour surveiller d'autres changements dans la gamme d'hôtes de *B. dorsalis* et des autres espèces de Tephritidae, ainsi que l'établissement et l'efficacité de *F. arisanus* aux Comores.



Figure 3. Mise en boîte des fruits pour le développement des larves jusqu'à la pupaison (a, b, c, d) et le développement des pupes jusqu'à l'émergence des adultes (e). Détermination des espèces de Tephritidae et/ou de parasitoïdes émergés (f).

Dominance of the invasive *Bactrocera dorsalis* among tephritids in host fruits in Comoros

I. Mze Hassani^{1, 2, 3}, L.H. Raveloson-Ravaomanarivo³, S. Nouhou², S. Quilici¹ & P.F. Duyck¹

¹ CIRAD, UMR PVBMT, F-97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

² Institut National de Recherche pour l'Agriculture, la Pêche et l'Environnement (INRAPE)
Moroni Union des Comores, Mdé Ex-CEFADER, B.P : 289 Moroni

³ Département d'Entomologie, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, B.P: 906
Antananarivo 101

Abstract

- 1 As it has in many African countries, *Bactrocera dorsalis* has invaded the Comoros archipelago where several other species of fruit flies (tephritids) were already present. Fruit flies are a major problem in Comoros, but their host ranges are poorly known.
- 2 The host ranges of fruit flies in Comoros were studied by collecting a total of 3919 fruit samples of 42 species in 22 families (representing both cultivated and wild varieties).
- 3 The results showed that 22 fruit species in 11 families were infested by fruit flies. Six fruit fly species were detected in the sampled fruits, and 91 % of the individuals were identified as *B. dorsalis*. *Bactrocera dorsalis* now dominates on some hosts, like mango and citrus, previously dominated by the fruit fly *Ceratitis capitata*.
- 4 In addition to fruits flies, four parasitoids of fruit flies were detected in fruit samples. One of these, the egg-pupal parasitoid *F. arisanus*, was recently introduced in Comoros, was shown to be acclimatized to the country, and may help control *B. dorsalis*.
- 5 Studies are needed to monitor further changes in the host ranges of *B. dorsalis* and other fruit flies and to monitor the establishment and efficacy of *F. arisanus* in Comoros.

Keywords: *B. dorsalis*, Tephritidae, Opiinae, host-plants range, niche differentiation

Introduction

Tephritid fruit flies (Diptera: Tephritidae) are important, worldwide pests because their larval stages consume a wide range of fruit and vegetable crops (White & Elson-Harris, 1992). The extent of losses caused by these pests depends on the tephritid species, the species of fruit or vegetable, and the location (Mwatawala et al., 2009). In the last century in Africa, tephritid damage to fleshy fruits was mainly caused by a limited number of highly polyphagous species, most of them belonging to the genus *Ceratitis* (Mwatawala et al., 2009). *Ceratitis capitata* was reported from 100 host plants in 30 families in Africa (Copeland et al., 2002).

The Tephritidae are well-known for being invasive, and many species in the genus *Bactrocera* have invaded areas occupied by native *Ceratitis* spp. (Duyck et al., 2004). Most *Bactrocera* spp. attack a wide range of fruit, vegetable, and wild plant species (Rwomushana et al., 2008). Because of their wide host range and invasive potential, many *Bactrocera* spp. are considered a serious threat to horticultural crops (Clarke et al., 2005). In Africa, only a few indigenous *Bactrocera* spp. are known, and none is of great economic importance except for the olive fruit fly, *Bactrocera oleae*, which is a notorious pest of cultivated olives in the Mediterranean region (Mwatawala et al., 2007; White & Elson-Harris, 1992). *Bactrocera oleae* may have been the first tephritid species introduced into the Mediterranean region (Daane & Johnson, 2010).

In the last two decades, some species of *Bactrocera* have invaded many African countries and islands (Duyck et al., 2004; Ekesi et al., 2016). Based on phylogenetic and biogeographic data, *Zeugodacus cucurbitae*, formerly known as *Bactrocera cucurbitae* (De Meyer et al., 2015), is the oldest case of an Asian species being introduced into Africa (Mwatawala et al., 2007). *Zeugodacus cucurbitae*, which is the most damaging fruit fly to cucurbits worldwide, has been in Africa for decades but the year of introduction is unknown (White & Elson-Harris, 1992). *Bactrocera zonata* has probably been in Egypt since the early or mid-twentieth century but was initially misidentified as *B. pallida* (Abuel-Ela et al., 1998). Two other *Bactrocera* spp., *B. latifrons* and *B. dorsalis*, have recently invaded Africa. *B. latifrons*, which is associated with hosts in the Solanaceae, was recorded in Tanzania in 2006 (Mwatawala et al., 2007). *Bactrocera dorsalis*, which was initially described as *B. invadens* (Drew et al., 2005), was first detected in Kenya in 2003 (Lux et al., 2003) and has rapidly spread across the African continent (Manrakhan et al., 2015). Based on similarities in morphology, molecular structure, and chemoecology, as well as on sexual compatibility, *B. invadens* was recently synonymized with *B. dorsalis* (Schutze et al., 2015).

In Africa, local studies have indicated that *B. dorsalis* is the dominant tephritid on a wide variety of hosts (Ekesi et al., 2006; Mwatawala et al., 2006b; Rwomushana et al., 2008) and has high infestation rates on mango and other commercial fruits (Vayssières et al., 2005). In tropical Asia, *B. dorsalis* attacks 124 host species in 42 families (Drew, 1989). *Bactrocera dorsalis* has been recorded on more than 40 cultivated and wild host plants and causes substantial damage to mango and guava fruits in Africa (Ekesi et al., 2006; Goergen et al., 2011; Rwomushana et al., 2008). In invading several countries in Africa, *B. dorsalis* has displaced several species of *Ceratitis*, such as *C. rosa*, *C. cosyra*, and *C. capitata*, on a number of hosts (Ekesi et al., 2016).

The Comoros Archipelago in the Mozambique Channel is composed of four main islands, one of which, Mayotte, is under French administration. The remaining three islands (Grande Comore, Anjouan, and Mohéli) form the Comoros Union (or Comoros). *Bactrocera dorsalis* was detected in 2005 on Grande Comore and in 2007 on Mayotte Island (De Meyer et al., 2012). In Comoros, a wide variety of fruits are important for local consumption and subsistence farming. These fruits, however, represent a substantial food source for fruit flies (De Meyer et al., 2012). In 2012, De Meyer et al. (2012) noted the presence of the following 10 species of fruit flies in Comoros: *B. dorsalis*, *C. capitata*, *C. malgassa*, *N. cyanescens*, *Dacus bivittatus*, *D. ciliatus*, *D. etiennellus*, *Trirhithrum nigerrimum*, *D. punctatifrons*, and *D. vertebratus*. More recently, Hassani et al. (2016) detected mentioned five of these species and suggested that *C. malgassa* may be extinct in the country.

Although fruit flies are a major problem in Comoros, their host range is poorly known. Mangoes and citrus, however, were known to be highly infested by *C. capitata* before the invasion of *B. dorsalis*. Our knowledge of the host range and economic significance of invasive fruit fly species in Comoros is also limited. *Neoceratitis cyanescens* was mentioned in a tomato plot at Kawéni, Mayotte and on three other islands in Comoros (Kassim & Soilihi, 2000). According to Wuster (2005), soursop fruit (*Annona muricata*) was attacked by *Ceratitis* spp. in Anjouan, Mohéli, and Grande Comore. De Meyer et al. (2012) observed *D. bivittatus* and *D. vertebratus* on cucurbit fruits on Anjouan Island. In addition, Hassani et al. (2016) reported that the population densities of *B. dorsalis* and *C. capitata* were increasing with the presence of main host fruits such as mango, guava, and citrus in the study sites.

Parasitoids of tephritids in Comoros have not been studied. Through a Regional Plant Protection Network (PRPV), however, the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* was repeatedly introduced into Comoros from 2013 to 2015. The specimens released in 2013 and

2014 were reared at CIRAD, French Agricultural Research Centre for International Development, in La Réunion. Those released in 2015 were reared at ICIPE, International Centre of Insect Physiology and Ecology, in Kenya. This parasitoid was introduced to control *B. dorsalis* and *C. capitata*, which are known hosts (Rousse et al., 2005).

The main objectives of this study were to determine the host ranges of tephritids in Comoros and the presence of parasitoids in samples of tephritids collected from the field. We collected a large number of fruit samples (representing 42 species and 22 families) from different locations on Grande Comore Island. By incubating the fruit samples in the laboratory, we identified the associated tephritid and parasitoid species and calculated infestations rates and the number of flies per unit weight of fruit. Based on the data, we discuss which tephritid species are most important in Comoros and the relationships between the invasive *B. dorsalis* and previously established tephritid species.

Materials and methods

Sampling

This research was conducted on Grande Comore Island in the Comoros Archipelago from June 2013 to June 2016. Located in the northern Comoros, Grande Comore is about 24 km wide and 70 km long, and is the largest island of the Archipelago. The topography of the island is dominated by two volcanoes: Karthala (2 361 m asl), which is located in the South and is still active, and La Grille (1 087 m asl), which is located in the North has been highly eroded. Grande Comore has a hot and rainy season from November to April (28 to 32 °C in the lowlands) and a cool and dry season from May to October (24 to 27 °C in the lowlands).

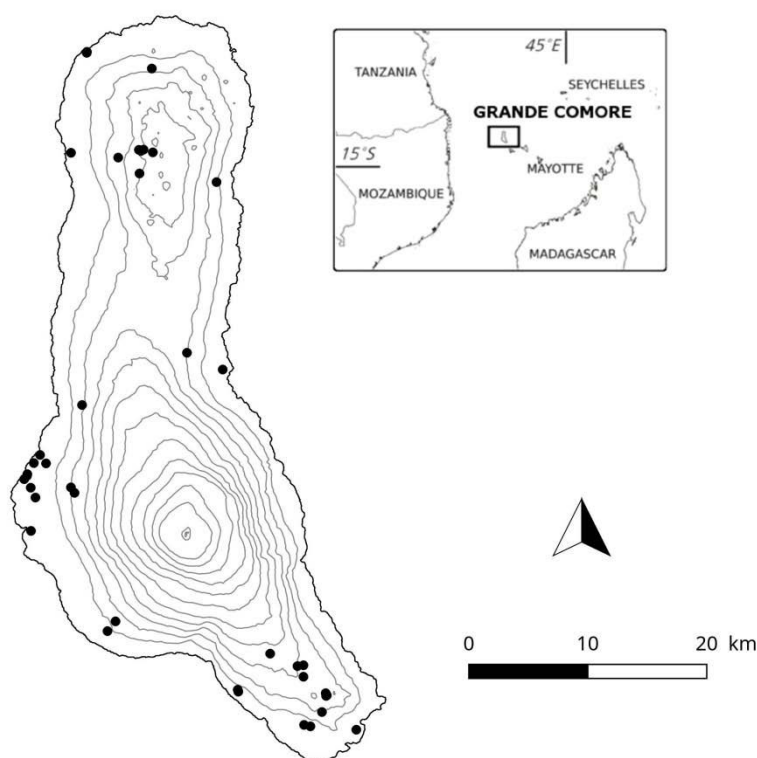


Figure 1. Map showing the 40 sites in Grande Comore Island where fruits were sampled to determine the host range of the different Tephritidae species. The inset shows that location of Grande Comore Island in the Indian Ocean.

Ripe and unripe cultivated and wild fruits were collected in cultivated fields, backyard gardens, and roadsides covering most parts of the island from sea level to 885 m asl from June 2013 to June 2016 (Figure 1). The methods of fruit collection, transport, and incubation in the laboratory were as previously described (Copeland et al., 2002). The main goal was to collect a large number of fruit species and samples so as to cover the host range diversity of all tephritid species in Grande Comore. For each sampling site, GPS coordinates and elevation were recorded. Fruits were randomly sampled from the plants, and recently fallen fruits were occasionally collected from the ground. Host plants were identified in the field using the manual of Quilici and Jeuffrault (2001). Fruit samples were transported to the rearing rooms at the National Research Institute of Agricultural, Fisheries and Environment (INRAPE) Entomology and Plant health laboratories in Moroni.

Because abundance data for host plants in Grande Comore are unavailable, and because our analysis required information on the availability of resources for the different tephritid species, the resource availability of each fruit species was rated on a scale from 1 to 10. This rating was based on our field experience and ecological knowledge of the island.

Incubation of fruit samples

Fruit samples were weighed and placed on sand in boxes (one fruit per box) with dimensions of 12x7x9 cm, 11x9.5x8 cm, or 7x7x4 cm, depending on fruit size. The lids were perforated and covered with muslin. The boxes with fruits were placed in a room at $25 \pm 3^{\circ}\text{C}$ with a relative humidity of $71 \pm 10\%$ and a photoperiod of 12:12 \pm 1h (L:D). Pupae were collected by passing the sand through a sieve after 1 and 2 weeks of incubation. All of the pupae collected from an individual fruit were placed in one transparent box with a perforated lid. After adult emergence, tephritids and parasitoids were placed in 95% alcohol before they were sexed and identified.

Statistical analysis

Generalized linear mixed-effects models (GLMMs) (Bolker et al., 2009) with a Poisson error were used to analyze tephritid abundance as a function of tephritid species, fruit species, and their interaction. Tephritid species and fruit species were treated as fixed effects, and sample was treated as a random effect. GLMMs with binomial and Poisson errors were used to analyze the percentage of fruits infested and the number of flies per kg of fruit (fresh weight), respectively, as a function of fruit species, which was treated as a fixed effect, and sample,

which was treated as a random effect. In all models, no overdispersion was found after calculation by parametric bootstrapping (Harrison, 2014). Analyses were performed using R software (R Development Core Team, 2014).

Results

Infestation rates for each host fruit

A total of 3 919 fruit samples weighing 210 kg were collected across Grande Comore Island from June 2013 to June 2016. These represented 42 fruit species and 22 families (Table 1). Among the 42 fruit species, 22 species in 11 families were infested by fruit flies. The percentage of infestation by tephritids differed among fruit species ($\Delta Dev_{21, 1751} = 482$, $P < 0.0001$). The main families infested were Anacardiaceae, Annonaceae, Combretaceae, Cucurbitaceae, Myrtaceae, Rutaceae, and Solanaceae. Among the wild plants, fruit infestation was highest for *Terminalia catappa* (87%), *Annona senegalensis* (84%), *Solanum mauritianum* (64%), *Momordica charantia* (59%), *Psidium guajava* (54%), *Syzygium jambos* (53%), and *Psidium cattleianum* (48%). Among cultivated plants, fruit infestation was highest for *Prunus persica* (67%), *Citrus reticulata* (41%), *Mangifera indica* (33%), *Sechium edule* (33%), *Lycopersicum esculentum* (33%) and *Spondias edulis* (30%) (Fig. 2).

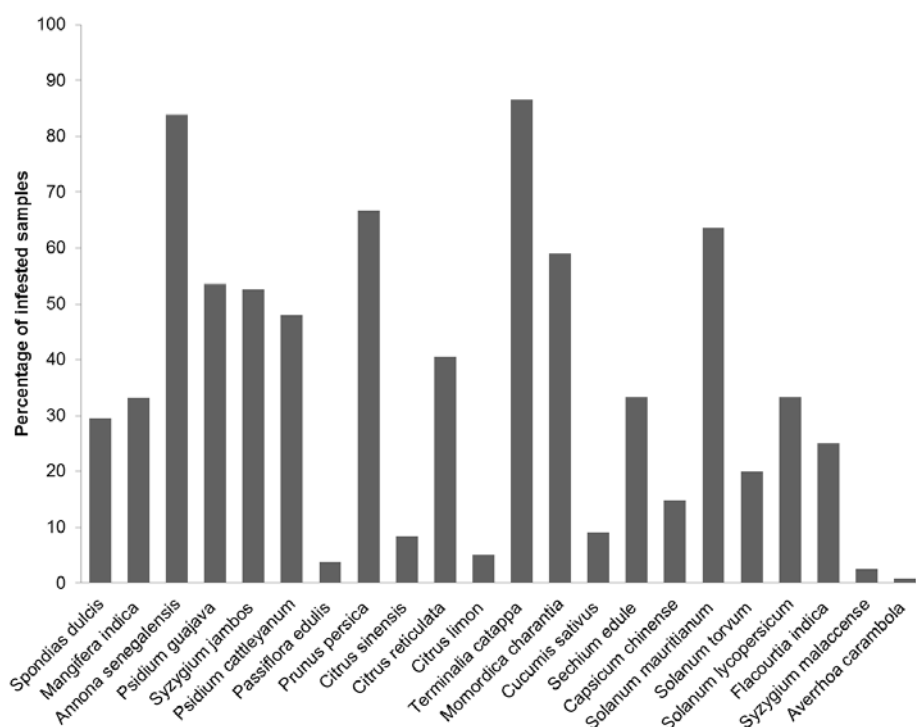


Figure 2. Percentage of fruit samples infested with Tephritidae by plant species. Fruits of plant species that were never found to be infested are not represented but are listed in the Table 1.

Table 1. Fruits collected to determine presence and relative abundance of Tephritidae species in Grande Comore (2013–2016). Resource availability was rated on a scale from 1 (low availability of fruits) to 10 (high availability of fruits).

Host family	Scientific name	Common name	Resource availability	Habitat	Number of fruits collected	Total weight of fruits (kg)
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	Mango	10	Cultivated	287	52.7
	<i>Spondias dulcis</i>	Jew plum	3	Cultivated	140	13.7
Annonaceae	<i>Annona senegalensis</i>	Wild custard apple	5	Wild	40	1.4
	<i>Annona squamosa</i>	Custard apple	4	Wild	5	0.7
Apocynaceae	<i>Thevetia peruviana</i>	Yellow oleander	1	Wild	40	0.7
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	papaya	3	Cultivated	4	2.3
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	Tropical almond	5	Wild	194	9.4
Cucurbitaceae	<i>Sechium edule</i>	Chayote	1	Cultivated	9	2.5
	<i>Echinocystis lobata</i>	Wild cucumber	1	Wild	23	3.0
	<i>Cucumis sativus</i>	Cucumber	2	Cultivated	20	2.0
	<i>Momordica charantia</i>	Bitter melon	3	Wild	235	1.1
Cycadaceae	<i>Cycas thouarsii</i>	Sago	6	Cultivated	20	1.2
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i>	Physic nut	7	Wild	25	0.2
Lamiaceae	<i>Vitex doniana</i>	African oak	4	Wild	109	0.8
Lauraceae	<i>Persea americana</i>	Avocado	5	Cultivated	43	9.6
Myristicaceae	<i>Myristica fragrans</i>	Nutmeg	1	Cultivated	10	0.6
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	Strawberry guava	10	Wild	284	3.4
	<i>Psidium guajava</i>	Guava	4	Wild	69	7.7
	<i>Syzygium cumini</i>	Jambolan	1	Cultivated	85	1.0
	<i>Syzygium jambos</i>	Rose-apple	3	Wild	40	0.5
	<i>Syzygium malaccense</i>	Malay apple	1	Cultivated	40	2.3
Oxalidaceae	<i>Averrhoa bilimbi</i>	Cucumber tree	1	Cultivated	71	1.4
	<i>Averrhoa carambola</i>	Star fruit	1	Cultivated	110	7.0
Passifloraceae	<i>Passiflora edulis</i>	Passion fruit	2	Cultivated	131	12.2
Punicaceae	<i>Punica granatum</i>	Pomegranate	1	Cultivated	17	4.7
Rosaceae	<i>Rubis idaeus</i>	Wild raspberry	6	Wild	100	0.3
	<i>Prunus persica</i>	Peach tree	1	Cultivated	18	0.6
Rubiaceae	<i>Morinda citrifolia</i>	Noni	1	Wild	40	4.1
Rutaceae	<i>Citrus medica</i>	Lemon	2	Cultivated	5	0.4
	<i>Citrus limon</i>	Lemon	2	Cultivated	20	1.8
	<i>Citrus reticulata</i>	Mandarin tree	2	Cultivated	111	9.1
	<i>Citrus sinensis</i>	Sweet orange	6	Cultivated	301	44.4
	<i>Citrus grandis</i>	Pomelo	1	Cultivated	5	0.6
Salicaceae	<i>Flacourtia indica</i>	Governor's plum	4	Wild	59	0.3
Sapindaceae	<i>Litchi chinensis</i>	Litchi	5	Cultivated	86	1.6
Sapotaceae	<i>Mimusops comorensis</i>	-	1	Wild	5	0.2
Solanaceae	<i>Solanum melongena</i>	Egg plant	2	Cultivated	9	1.1
	<i>Solanum torvum</i>	Turkey berry	4	Wild	147	0.4
	<i>Solanum mauritianum</i>	Bugweed	6	Wild	480	0.6
	<i>Capsicum chinense</i>	Chilli	5	Cultivated	170	0.8
	<i>Solanum seaforthianum</i>	Brazilian nightshade	5	Wild	288	0.4
	<i>Solanum lycopersicum</i>	Tomato	6	Cultivated	24	1.5

Fruit fly number per kg of fruit

The number of fruit flies per kg of fruit was significantly affected by fruit species ($\Delta Dev_{21, 1751} = 414$, $P < 0.0001$). Values were highest for wild custard apple (*A. senegalensis*) and tropical almond (*T. catappa*) (Fig. 3). They were followed by peach (138 flies/kg), strawberry guava (96 flies/kg), rose-apple (87 flies/kg), guava (73 flies/kg), mandarin (34 flies/kg), Jew plum (26 flies/kg) and mango (16 flies/kg). *Ceratitis capitata* infested chilli (27 flies/kg), strawberry guava (6 flies /kg) and mango (1 flies /kg). *Neoceratitis cyanescens* infested bugweed (136 flies /kg), turkey berry (51 flies /kg), tomato (15 flies /kg) and chilli (9 flies /kg). *D. punctatifrons* (14 flies /kg) and *D. ciliatus* (74 flies /kg) infested bitter melon while *D. bivittatus* infested only cucumber (5 flies /kg).

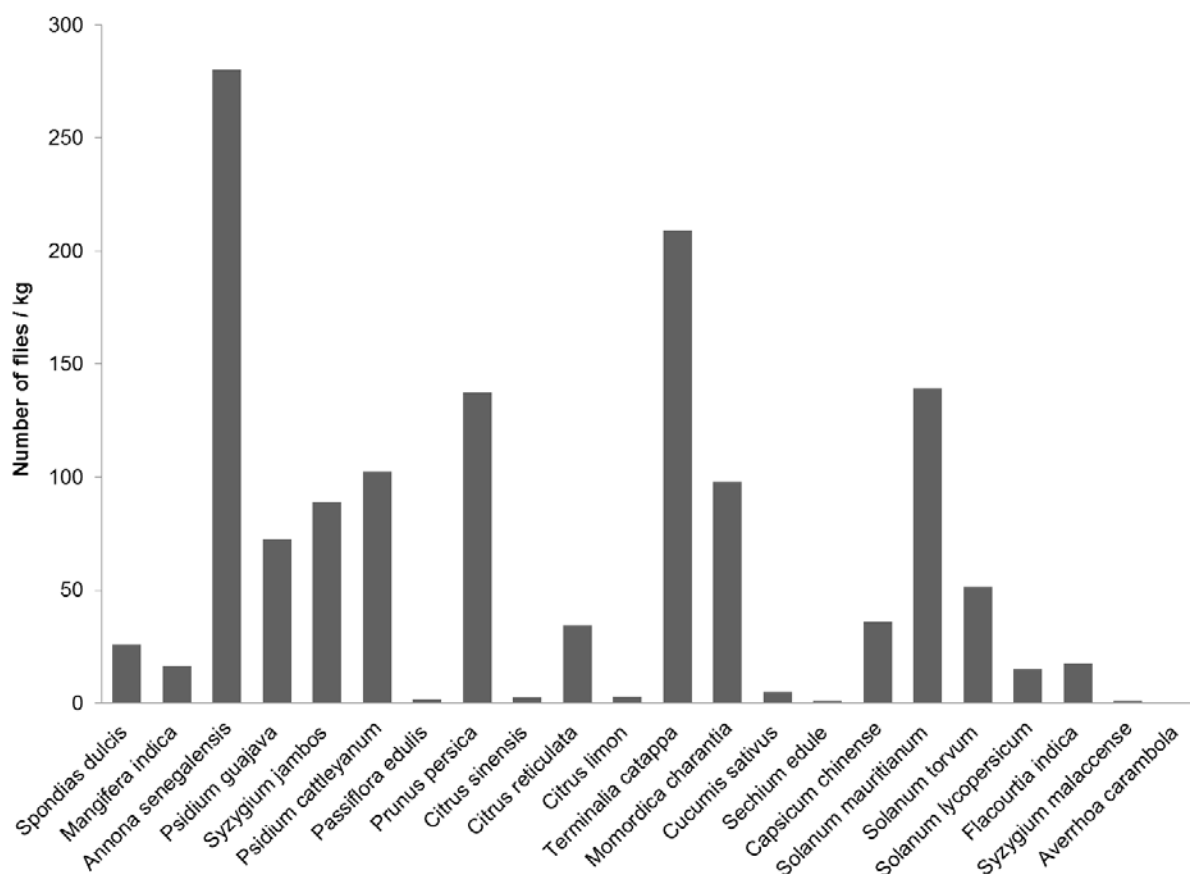


Figure 3. Number of fruit flies per kg of fruit by plant species. Fruits of plant species that were never found to be infested are not represented but are listed in Table 1.

Host range and relative abundance of tephritid species in fruits

The abundance of fruit flies in fruits was influenced by fruit species ($\Delta Dev_{16, 2837} = 166$, $P < 0.0001$), tephritid species ($\Delta Dev_{5, 2826} = 13916$, $P < 0.0001$), and the interaction between these two factors ($\Delta Dev_{80, 2741} = 2466$, $P < 0.0001$), i.e., the species of fruit flies infesting fruits differed among the fruit species (Fig. 4). The fruits of several host plants were infested by two or more fruit fly species (Fig. 4).

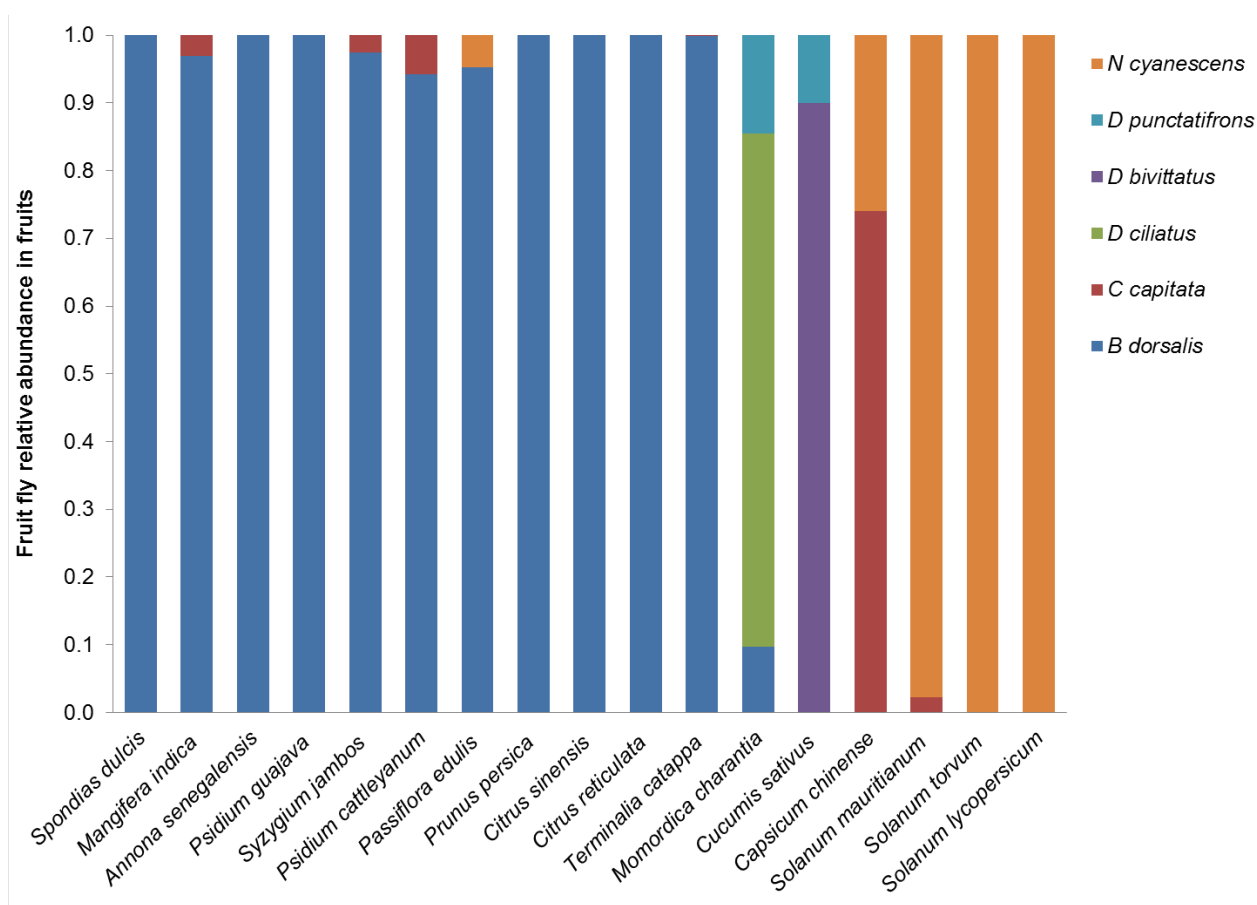


Figure 4. The relative abundances of Tephritidae species in host fruits in Grande Comore. Values are presented for samples from which at least five adults emerged. Values indicating infestation by more than one species do not necessarily indicate infestation of the same fruit sample by multiple species.

Bactrocera dorsalis shared four fruit species with *C. capitata*. *Bactrocera dorsalis* infested 12 fruits species belonging to eight plant families and was dominant on all hosts except *Mormodica charantia*, which was dominated by *D. ciliatus*. *Ceratitis capitata* infested five hosts but was dominant only on *Capsicum chinense*. *Neoceratitis cyanescens* infested five species and was dominant on three solanaceous species. *Bactrocera dorsalis* was found mainly in fruits belonging to the Myrtaceae, Anacardiaceae, Rutaceae, Annonaceae, Combretaceae, and Rosaceae. *Ceratitis capitata* infested fruits in the Anacardiaceae, Myrtaceae, and Solanaceae, and rarely in the Combretaceae and Oxalidaceae. *Dacus ciliatus*, *D. punctatifrons*, and *D. bivittatus* were only recovered from fruits in the Cucurbitaceae. *Neoceratitis cyanescens* was found mainly in fruits of the Solanaceae and rarely in fruits of the Passifloraceae. The results also showed that the fruits of 20 species in 17 families were not infested by tephritids in Grande Comore.

Parasitoid emergence

Four species of parasitoids of tephritids, but very few individuals (33 in total), emerged from the fruit samples: *Fopius arisanus*, *Diachasmimorpha fullawayi*, *Psytalia insignipennis*, and *Psytalia phaeostigma*. These four species belonged to the family Braconidae and subfamily Opiinae. *Psytalia phaeostigma* emerged only from chayote (*Sechium edule*) infested by *D. ciliatus*. *Psytalia insignipennis* emerged only from bitter melon (*Momordica charantia*) infested by *D. ciliatus*. *Diachasmimorpha fullawayi* emerged from bitter melon (*Momordica charantia*) from fruit infested with *B. dorsalis* and *D. punctatifrons*. The first individuals of the parasitoid *Fopius arisanus* (26 individuals in total) emerged from tropical almond (*Terminalia catappa*), guava (*Psidium guajava*), strawberry guava (*Psidium cattleianum*), and jew plum (*Spondias edulis*), and *B. dorsalis* was the only Tephritidae species present in the infested samples.

Table 2. Presence of parasitoids in the sampled fruits in Grande Comore (2013–2016).

Number of parasitoid				% of samples	% of parasitoids infestation	Tephritidae species in the same samples	Scientific name
Fari	Dful	Pins	Ppha				
3				0.7	0.8	<i>B. dorsalis</i>	<i>Spondias dulcis</i>
5				2.1	0.3	<i>B. dorsalis</i>	<i>Terminalia catappa</i>
	5			0.4	4.8	<i>B. dorsalis, D. punctatifrons</i>	<i>Momordica charantia</i>
		1		0.4	0.9	<i>D. ciliatus</i>	<i>Momordica charantia</i>
			1	11.1	20.0	<i>D. ciliatus</i>	<i>Sechium edule</i>
6				2.9	1.1	<i>B. dorsalis</i>	<i>Psidium guajava</i>
12				3.2	3.4	<i>B. dorsalis</i>	<i>Psidium cattleianum</i>

Fari: *Fopius arisanus*; Dful: *Diachasmimorpha fullawayi*; Pins: *Psytalia insignipennis*; Pha: *Psytalia phaeostigma*.

Discussion

Tephritidae host range

Among the 42 plant species sampled in this study, the fruit of 22 cultivated and wild species in 11 families were infested by fruit flies. *Bactrocera dorsalis* infested the fruits of 12 species in eight families, while *C. capitata* infested the fruits of five species in three families. Both *B. dorsalis* and *C. capitata* are considered polyphagous, i.e., the host range includes 124 species for *B. dorsalis* and 350 species for *C. capitata* (Clarke et al., 2005; Liquido et al., 1991). *Bactrocera dorsalis* is multivoltine and can infest fruits throughout the year. Hosts of *B. dorsalis* numbered 19 species in Ghana (Badii et al., 2015) and 14 species in Kenya (Rwomushana et al., 2008). In West and Central Africa, *B. dorsalis* is polyphagous and infests more than 40 species (Goergen et al. (2011).

In our study, the invasive *B. dorsalis* was found mainly in fruits belonging to the Myrtaceae, Anacardiaceae, Rutaceae, Annonaceae, Combretaceae, and Rosaceae. Few individuals of *B. dorsalis* were found in the fruits of the Passifloraceae, Cucurbitaceae, or Salicaceae. In Kenya, fruit infestation by *B. dorsalis* was most common in the Anacardiaceae, Annonaceae, and Rutaceae (Rwomushana et al. (2008). The Myrtaceae, Rosaceae, Rutaceae, Sapotaceae, and Solanaceae contain many species that are hosts of *C. capitata* (Liquido et al. (1991). In the current study, this polyphagous species infested the fruits of five species from the Anacardiaceae, Myrtaceae, and Solanaceae.

Our results showed that infestation of several cultivated and wild fruits was greater for *B. dorsalis* than *C. capitata*, even though the latter species was considered the most damaging fruit fly in Comoros as recently as 2005 (Hassani et al., 2016). An apparent decrease in the host range of *C. capitata* following *B. dorsalis* invasion was also observed in Benin (Goergen et al., 2011). According to De Meyer et al. (2002), *C. capitata* is extremely polyphagous and in Africa had been reported from 100 host plants in 30 families. The reduced number of hosts infested with *C. capitata* in the current and other recent studies in Africa could be due to the competitive displacement of *Ceratitis* spp. by *B. dorsalis*. In Ghana, *C. cosyra* was displaced by *B. dorsalis* on mango, marula plum, soursop, green pepper and persimmon (Badii et al., 2015). Most polyphagous *Bactrocera* species are highly competitive and are able to displace indigenous *Ceratitis* species from host fruits (Duyck et al., 2008; Mwatawala et al., 2006b). In

the current study, the numbers of *B. dorsalis* and *C. capitata* that emerged from fruit samples are consistent with the hypothesis of Hassani et al. (2016) that the invasion of *B. dorsalis* may have led to a substantial decline in *C. capitata* abundance in Comoros.

In Ghana, Badii et al. (2015) reported that mango, sweet pepper, and tomato are the preferred commercial hosts of *B. dorsalis*. In the present study in Comoros, *B. dorsalis* was not found on tomato fruit. This may be the result of competition with *N. cyanescens* in this fruit or because the invasive *B. dorsalis* has not had time to fully expand its host range in Comoros. In Benin, *B. dorsalis* has also been recovered from the fruits of citrus, cashew, papaya, guava, and several wild hosts (Goergen et al., 2011). In the current study, fruits of the Cucurbitaceae were not infested by *B. dorsalis* except in the case of wild bitter melon, which was occasionally infested by this species. Other authors also reported that cucurbit fruits are not preferred hosts for *B. dorsalis* (Badii et al., 2015; Mwatawala et al., 2009). Goergen et al. (2011), however, detected *B. dorsalis* in eight cucurbit species in West and Central Africa. In Comoros, competition with several *Dacus* spp. may explain why these fruits are seldom infested by *B. dorsalis*.

Dacus spp. were found only in fruits of the Cucurbitaceae. *Dacus punctatifrons* was found in cucumber (*Cucumis sativus*) while *D. bivittatus* and *Dacus ciliatus* were found mainly in bitter melon (*Momordica charantia*). *Dacus ciliatus* was occasionally found in chayote (*Sechium edule*). According to White (2006), *D. bivittatus* attacks a wide variety of Cucurbitaceae, including several commercial crops. This species occasionally attacks Solanaceae and other non-cucurbits (De Meyer et al., 2012). *Dacus ciliatus* attacks a wide variety of cucurbit fruits including cucumber, pumpkin, and bitter melon (Mwatawala et al., 2006a). *D. punctatifrons* is predominantly associated with cucurbits but occasionally with non-cucurbits, such as tomato and passiflora (De Meyer et al., 2012).

In the current study, the polyphagous species *C. capitata* most frequently infested *Capsicum chinense* (Solanaceae), *Psidium cattleianum* (Myrtaceae), and *Mangifera indica* (Anacardiaceae). Before the arrival of *B. dorsalis*, *C. capitata* was the most damaging tephritid on economic fruits and was especially damaging to mango and orange. *B. dorsalis*, however, may replace *C. capitata* as a main economic problem, especially on the Rutaceae because no Rutaceae fruits were found to be infested by *C. capitata* in our study. According to Ovruski et al. (2003), all *Citrus* species sampled in our study except *C. limon* are important hosts of *C. capitata*. Howse and Knapp (1996) suggested that citrus trees and fruit emit volatiles that are similar to the male pheromone of *C. capitata*.

Neoceratitis cyanescens was mainly found in solanaceous fruits and occasionally in *Passiflora edulis*. The main wild fruits infested by *N. cyanescens* were bugweed (*Solanum mauritianum*) and Turkey berry (*Solanum torvum*), while the commercial fruits were chilli (*Capsicum chinense*) and tomato (*Solanum lycopersicum*). Our study confirms that known hosts for *N. cyanescens* belong to the Solanaceae (White & Elson-Harris, 1992). *Neoceratitis cyanescens* is an important pest of tomato on islands in the Indian Ocean, such as Madagascar and La Réunion (Brévault et al., 2008). According to Kassim and Soilihi (2000), *N. cyanescens* was found in other parts of Comoros, but the report lacked details. In La Réunion, *N. cyanescens* seems to occupy a solanaceous host plant niche (Brévault et al., 2008), and few of its host plants are attacked by other tephritid species in La Réunion (Quilici & Jeuffrault, 2001). In Comoros, *N. cyanescens* seem to solely occupy the niche of wild Solanaceae, but it shares chilli (*Capsicum chinense*) with *C. capitata*.

Our results showed that the fruit samples of 20 species in 17 families were not infested by any fruit fly species in Grande Comore. Among these 20 species, several, including avocado (*Persea americana*), papaya (*Carica papaya*), yellow oleander (*Thevetia peruviana*), custard apple (*Annona squamosa*), and lemon (*Citrus medica*), are hosts for tephritids in other parts of the world. *Bactrocera dorsalis* attacks avocado in Tanzania (Geurts et al., 2012) and papaya in Benin (Goergen et al., 2011). In the current study, the fruits of *Annona squamosa* and *Citrus medica* were represented by only few samples, and thus the data provide limited insight into their host status for tephritids. The other fruits that were not found do be infested may not be hosts to the tephritids in Grande Comore, or they may become hosts of *B. dorsalis* in Comoros if this invasive species continues to spread.

Infestation levels, in term of number of flies per kg of fruit, were highest in wild custard apple (*Annona senegalensis*) (Annonaceae) and tropical almond (*Terminalia catappa*) (Combretaceae) infested by *B. dorsalis*. Because these wild plants occur in several parts of the island, they could make fruit fly management difficult in commercial plantings. Wild fruits can serve as reservoirs of fruits flies throughout the year (Badii et al., 2015). *Terminalia catappa* was the most infested and suitable resource for *B. dorsalis* in Kenya (Rwomushana et al., 2008), Tanzania (Mwatawala et al., 2006a), and Uganda (Isabirye et al., 2015). The high affinity of *B. dorsalis* for *T. catappa* has been related to the high concentration of the phenylpropanoid methyl eugenol in the plant (Raghu, 2004).

Host-range niche differentiation

Before *B. dorsalis* invaded, fruit damage in Comoros was mainly caused by *C. capitata* (Hassani et al., 2016). During our study, *B. dorsalis* became the dominant tephritid on the Anacardiaceae, Annonaceae, Myrtaceae, and Rutaceae. A host-range niche differentiation seems to have occurred between *B. dorsalis* and *C. capitata*, with *C. capitata* persisting only on the Solanaceae. Some species, however, were infested by both species, and these included *M. indica* (Anacardiaceae), *P. cattleyanum*, and *S. jambos* (Myrtaceae). This coexistence between these two species may also be explained by climate. According to Hassani et al. (2016), *B. dorsalis* abundance was highest in areas with high temperatures and medium rainfall, while *C. capitata* abundance was highest in areas with medium temperatures and low rainfall. Plant availability for Tephritidae depends on plant abundance and phenology but also on biotic interactions (Hafsi et al., 2016). Likewise, invasion by *B. dorsalis* has apparently displaced *C. capitata* to higher altitudes. In Tanzania, Mwatawala et al. (2006a) reported that *B. dorsalis* is the major tephritid pest on mangoes, which were previously attacked mostly by *C. cosyra* and other native *Ceratitis* spp. Similar observations were reported in Kenya (Ekesi et al., 2009; Ekesi et al., 2006; Rwomushana et al., 2008), Uganda (Isabirye et al., 2015) and Ghana (Badii et al., 2015).

First detection of parasitoids of Tephritidae in Comoros

Although very few individual parasitoids emerged from the sampled fruits, this study is the first to detect parasitoids of tephritids in Comoros. Four species of Braconidae subfamily Opiinae were detected: *Fopius arisanus*, *Diachasmimorpha fullawayi*, *Psytalia insignipennis* and *Psytalia phaeostigma*. The egg-pupal parasitoid *F. arisanus* was introduced into Comoros from Réunion from 2013 to 2015 and from Kenya in 2015. A total of 26 individuals were found in 2016 from *T. catappa*, *P. guajava*, *P. cattleyanum*, and *S. dulcis* in the current study. Although *F. arisanus* is polyphagous and can parasitize several *Bactrocera* species and *C. capitata* (Rousse et al., 2005), *F. arisanus* only emerged from fruits that were infested by *B. dorsalis*, which is considered a main host. The small number of individuals detected is probably due to the recent introduction of this parasitoid in Comoros. The three other parasitoid species found are known from Madagascar and the Afrotropical area. *Diachasmimorpha fullawayi* is widespread in the Afrotropical Region, where it has been recorded from Senegal to Nigeria and across Congo to Kenya (Wharton et al., 1999; Wharton

et al., 2000). It has also been reported in Spain and Hawaii (Beardsley, 1961). *Diachasmimorpha fullawayi* has been reported on various *Ceratitis* species (Wharton et al., 2000), but individuals of *Diachasmimorpha fullawayi* in our study were found only in samples infested by *B. dorsalis* and *D. punctatifrons*. *Psytalia insignipennis* is considered native to Mascarenes and Madagascar (Wharton et al., 1999). Although *P. insignipennis* was first described as a parasitoid of *N. cyanescens*, it was detected on *Ceratitis catoirii* and *C. capitata* in La Réunion (Wharton et al., 1999). In the current study in Comoros, however, *P. insignipennis* was associated with *D. ciliatus*. *Psytalia phaeostigma* is of Afrotropical origin and has been reported in Cameroun, Congo, South Africa, and Kenya (Fisher & Madl, 2008). In the Indian Ocean, it has been reported in La Réunion, Madagascar, and Mayotte where it parasitizes *D. ciliatus* (Fisher & Madl, 2008).

Conclusion

In conclusion, among the 42 species of fruits sampled in this study, 22 in 11 families were infested by tephritids. The fruit flies were represented by six species, and 91 % of the flies were identified as *B. dorsalis*. This pest was dominant on many hosts, and its infestation level was highest on wild custard apple and tropical almond. *B. dorsalis* dominated on some hosts, such as mango and citrus, that were previously dominated by *C. capitata*. In the current study, *C. capitata* was dominant only on chilli. In addition to fruits flies, four parasitoids of tephritids emerged from the sampled fruits. One of these, the egg-pupal parasitoid *F. arisanus*, was recently introduced to Comoros and may help control *B. dorsalis*. Further studies are needed to determine *B. dorsalis* host range, which may still be expanding, and *F. arisanus* establishment in Comoros.

Acknowledgements

We thank the farmers and all those who allowed us to collect fruits and vegetables in their fields and gardens. We thank Pascal Rousse for parasitoid identification. We thank Sunday Ekesi and Samira Mohamed Faris (ICiPE) for providing *Fopius arisanus*. We thank the Institut National de Recherche pour l'Agriculture, la Pêche et l'Environnement (INRAPE Comoros), and the Centre International de Recherche pour l'Agriculture de Développement (CIRAD La Réunion) for welcoming us to their laboratories. We thank B. Jaffee for revising the English. This work was funded by the Regional Program of Crops Protection (ePRPV), European Union: European regional development fund (ERDF); by the Conseil Régional de la Réunion; and by the Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). IMH was funded by a CIRAD/AIRD scholarship. Special thanks to Serge Quilici, who initiated this study and died on 1 March 2015.

References

- Abuel-Ela, R., Hashem, A., & Mohamed, S. (1998) *Bactrocera pallidus* (Perkins and May) (Diptera: Tephritidae), A new record in Egypt. *J. Egypt. Ger. Soc. Zool. (Entomol.)*, **27**, 221-129.
- Badii, K., Billah, M., Afreh-Nuamah, K., & Obeng-Ofori, D. (2015) Species composition and host range of fruit-infesting flies (Diptera: Tephritidae) in northern Ghana. *International Journal of Tropical Insect Science*, **35**, 137-151.
- Beardsley, J.W. (1961) A review of the Hawaiian Braconidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, **17**, 333-366.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., & White, J.-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 127-135.
- Brévault, T., Duyck, P.F., & Quilici, S. (2008) Life-history strategy in an oligophagous tephritid: the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Ecological Entomology*, **33**, 529-536.
- Clarke, A.R., Armstrong, K.F., Carmichael, A.E., Milne, J.R., Raghu, S., Roderick, G.K., & Yeates, D.K. (2005) Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annu. Rev. Entomol.*, **50**, 293-319.
- Copeland, R.S., Wharton, R.A., Luke, Q., & De Meyer, M. (2002) Indigenous hosts of *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) in Kenya. *Annals of the Entomological Society of America*, **95**, 672-694.
- Daane, K.M. & Johnson, M.W. (2010) Olive Fruit Fly: Managing an Ancient Pest in Modern Times. *Annual Review of Entomology*, **55**, 151-169.
- De Meyer, M., Delatte, H., Mwatawala, M., Quilici, S., Vayssieres, J.F., & Virgilio, M. (2015) A review of the current knowledge on *Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett) (Diptera, Tephritidae) in Africa, with a list of species included in *Zeugodacus*. *Zookeys*, 539-557.
- De Meyer, M., Quilici, S., Franck, A., Chadhouliati, A., Issimaila, M., Youssoufa, M., Abdoul-Karime, A.-L., Barbet, A., Attié, M., & White, I. (2012) Records of frugivorous fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacini) from the Comoro archipelago. *African Invertebrates*, **53**, 69-67.

- Drew, R.A.I. (1989) The tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) of the Australasian and Oceanian regions. *Corrigendum to Memoirs of the Queensland Museum*, **28**, 664-664.
- Drew, R.A.I., Tsuruta, K., & White, I.M. (2005) A new species of pest fruit fly (Diptera : Tephritidae : Dacinae) from Sri Lanka and Africa. *African Entomology*, **13**, 149-154.
- Duyck, P.F., David, P., Pavoine, S., & Quilici, S. (2008) Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology*, **33**, 439-452.
- Duyck, P.F., David, P., & Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, **29**, 511-520.
- Ekesi, S., Billah, M.K., Nderitu, P.W., Lux, S.A., & Rwomushana, I. (2009) Evidence for competitive displacement of *Ceratitis cosyra* by the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) on mango and mechanisms contributing to the displacement. *Journal of Economic Entomology*, **102**, 981-991.
- Ekesi, S., De Meyer, M., Mohamed, S.A., Virgilio, M., & Borgemeister, C. (2016) Taxonomy, ecology and management of native and exotic fruit fly species in Africa. *Annual Review of Entomology*, **61**, 219-238.
- Ekesi, S., Nderitu, P., & Rwomushana, I. (2006) Field infestation, life history and demographic parameters of *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta & White, a new invasive fruit fly species in Africa. *Bulletin of Entomological Research*, **96**, 379-386.
- Fisher, M. & Madl, M. (2008) Review of the Opiinae of the Malagasy Subregion (Hymenoptera: Braconidae). *Linzer Biologische Beiträge*, **40**, 1467-1489.
- Geurts, K., Mwatawala, M., & De Meyer, M. (2012) Indigenous and invasive fruit fly diversity along an altitudinal transect in Eastern Central Tanzania. *Journal of Insect Science*, **12**, 12.
- Goergen, G., Vayssieres, J.F., Gnanvossou, D., & Tindo, M. (2011) *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae), a new invasive fruit fly pest for the afrotropical region: host plant range and distribution in West and Central Africa. *Environmental Entomology*, **40**, 844-854.
- Hafsi, A., Facon, B., Ravigné, V., Chiroleu, F., Quilici, S., Chermiti, B., & Duyck, P. (2016) Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecology*, **16**:40.

- Harrison, X. (2014) Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ*, **2**, e616.
- Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L., Delatte, H., Chiroleu, F., Allibert, A., Nouhou, S., Quilici, S., & Duyck, P. (2016) Invasion by *Bactrocera dorsalis* and niche partitioning among tephritid species in Comoros *Bulletin of Entomological Research*, **6**, 1-10.
- Howse, P. & Knapp, J. (1996). Pheromones of Mediterranean fruit fly: Presumed mode of action and implications for improved trapping techniques. In *Fruit Fly Pests: A World Assessment of Their Biology and Management* (ed. by B. McPherson & G. Steck), pp. 91-99. St Lucie Press, Delray Beach.
- Isabirye, B.E., Akol, A.M., Mayamba, A., Nankinga, C.K., & Rwomushana, I. (2015) Species composition and community structure of fruit flies (Diptera: Tephritidae) across major mango-growing regions in Uganda. *International Journal of Tropical Insect Science*, **35**, 69-79.
- Kassim, M. & Soilihi, A. (2000). Fruit flies in the Federal Islamic Republic of the Comoros. In *Proceedings of the Indian Ocean Commission, Regional Fruit Fly Symposium*. (ed. by N. Price & I. Seewooruthun), pp. 71-72. Indian Ocean Commission, Mauritius.
- Liquido, N.J., Shinoda, L.A., & Cunningham, R.T. (1991) Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) : an annotated world review. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, **77**, 1-52.
- Lux, S.A., Copeland, R.S., White, I.M., Manrakhan, A., & Billah, M.K. (2003) A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Insect Science and its Application*, **23**, 355-361.
- Manrakhan, A., Venter, J.H., & Hattingh, V. (2015) The progressive invasion of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in South Africa. *Biological Invasions*, **17**, 2803-2809.
- Mwatawala, M., De Meyer, M., Makundi, R., & Maerere, A. (2006a) Seasonality and host utilization of the invasive fruit fly, *Bactrocera invadens* (Dipt., Tephritidae) in central Tanzania. *Journal of Applied Entomology*, **130**, 530-537.
- Mwatawala, M., De Meyer, M., Makundi, R., & Maerere, A. (2009) Host range and distribution of fruit-infesting pestiferous fruit flies (Diptera, Tephritidae) in selected areas of Central Tanzania. *Bulletin of entomological research*, **99**, 629-641.
- Mwatawala, M., De Meyer, M., White, I.M., Maerere, A., & Makundi, R.H. (2007) Detection of the solanum fruit fly, *Bactrocera latifrons* (Hendel) in Tanzania (Dipt., Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, **131**, 501-503.

- Mwatawala, M.W., De Meyer, M., Makundi, R.H., & Maerere, A.P. (2006b) Biodiversity of fruit flies (Diptera, Tephritidae) in orchards in different agro-ecological zones of the Morogoro region, Tanzania. *Fruits*, **61**, 321-332.
- Ovruski, S., Schliserman, P., & Aluja, M. (2003) Native and introduced host plants of *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) in Northwestern Argentina. *Journal of Economic Entomology*, **96**, 1108-1118.
- Quilici, S. & Jeuffrault, E. (2001) Plantes-hôtes des mouches des fruits: Maurice, Réunion, Seychelles. *PRF/COI, Imp. Graphica, La Réunion*.
- R Development Core Team (2014) R: A language and environment for statistaical computing.
- Raghu, S. (2004) Functional significance of phytochemical lures to dacine fruit flies (Diptera : Tephritidae): an ecological and evolutionary synthesis. *Bulletin of Entomological Research*, **94**, 385-399.
- Rousse, P., Harris, E.J., & Quilici, S. (2005) *Fopius arisanus*, an egg–pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Information*, **26**, 59-69.
- Rwomushana, I., Ekesi, S., Gordon, I., & Ogot, C.K. (2008) Host plants and host plant preference studies for *Bactrocera invadens* (Diptera : Tephritidae) in Kenya, a new invasive fruit fly species in Africa. *Annals of the Entomological Society of America*, **101**, 331-340.
- Schutze, M.K., Aketarawong, N., Amornsak, W., Armstrong, K.F., Augustinos, A.A., Barr, N., Bo, W., Bourtzis, K., Boykin, L.M., & Caceres, C. (2015) Synonymization of key pest species within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae): taxonomic changes based on a review of 20 years of integrative morphological, molecular, cytogenetic, behavioural and chemoecological data. *Systematic Entomology*, **40**, 456-471.
- Vayssières, J.-F., Goergen, G., Lokossou, O., Dossa, P., & Akponon, C. (2005) A new *Bactrocera* species in Benin among mango fruit fly (Diptera: Tephritidae) species. *Fruits*, **60**, 371-377.
- Wharton, R.A., Quilici, S., Hurtrel, B., & Mercado, I. (1999) The status of two species of *Psytalia* Walker (Hymenoptera : Braconidae : Opiinae) reared from fruit-infesting Tephritidae (Diptera) on the Indian Ocean Islands of Reunion and Mauritius. *African Entomology*, **7**, 85-90.
- Wharton, R.A., Trostle, M.K., Messing, R.H., Copeland, R.S., Kimani-Njogu, S.W., Lux, S., Overholt, W.A., Mohamed, S., & Sivinski, J. (2000) Parasitoids of medfly, *Ceratitis*

- capitata*, and related tephritids in Kenyan coffee: a predominantly koinobiont assemblage. *Bulletin of Entomological Research*, **90**, 517-526.
- White, I.M. (2006). Taxonomy of the Dacina (Diptera: Tephritidae) of Africa and the Middle East. In African Entomology: Special Issue 2, pp. 156. Entomological Society of Southern Africa.
- White, I.M. & Elson-Harris, M.M. (1992) Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics CAB International, Wallingford, UK.
- Wuster, G. (2005) Inventaire des organismes nuisibles aux Comores (phytopathologie). *Rapport de mission, Programme Régional de la Protection des Végétaux*, 187.

Table S1. Sampling sites in Comoros.

Region	Locality	Latitude	Longitude	Elevation (m asl)
Bambao	Inrape-Mdé	11.73672 S	43.24771 E	52
	Moroni_Ret	11.71865 S	43.24145 E	14
	PNUD	11.71996 S	43.24117 E	13
	Moroni_Lycée	11.71010 S	43.24647 E	25
	Moroni_Nous	11.72252 S	43.23903 E	12
	Malouzini	11.72910 S	43.24407 E	20
	Port	11.70385 S	43.25126 E	4
	Rue_Elback	11.71035 S	43.25589 E	47
	Mvuni_Univ	11.73309 S	43.27788 E	417
	Mvuni_HKart	11.72889 S	43.27511 E	384
	Serehini	11.76247 S	43.24428 E	16
Hambou	Mdjoyezi	11.83228 S	43.30953 E	265
	Mdjoyezi	11.83981 S	43.30333 E	112
Bandjini	Nioumamilima	11.86618 S	43.45461 E	593
	Nioumamilima	11.87503 S	43.45461 E	543
	Nkourani_S	11.85722 S	43.42892 E	728
	Simboussa	11.86683 S	43.45000 E	582
	Bandamadji	11.90227 S	43.46890 E	357
	Inane	11.88941 S	43.47266 E	514
	Inane	11.88773 S	43.47182 E	521
	Inane	11.88980 S	43.47213 E	513
	Mandzissani	11.88655 S	43.40431 E	40
	Mandzissani	11.88509 S	43.40389 E	58

Table S1. Sampling sites in Comoros (Continuation).

Region	Locality	Latitude	Longitude	Elevation (m asl)
Bandjini	Dzahadjou	11.91332 S	43.45998 E	96
	Dzahadjou	11.91222 S	43.45509 E	125
	Ouroveni	11.91592 S	43.49541 E	18
Mboude	Maweni	11.47029 S	43.33835 E	885
	Maweni	11.46817 S	43.33116 E	831
	Maweni	11.46836 S	43.32758 E	727
	Maweni	11.46918 S	43.32918 E	723
	Ive	11.48659 S	43.32805 E	781
	Ive	11.47431 S	43.31159 E	537
	Ntsaweni	11.47062 S	43.27517 E	30
	Ntsaweni	11.47062 S	43.27517 E	30
Mitsamihouli	Memboidjou	11.40558 S	43.33755 E	347
	Mitsamihouli	11.39270 S	43.28745 E	1
	Mitsamihouli	11.39344 S	43.28730 E	7
Hamahamet	Mbeni	11.49324 S	43.38750 E	237
	Bouwouni	11.63793 S	43.39228 E	24
Wachili	Koimbani	11.62496 S	43.36470 E	392
Itsandra	Dzahani2	11.66530 S	43.28369 E	327

Chapitre IV

Lâchers et suivi de l'acclimatation du parasitoïde *Fopius arisanus* aux Comores

Chapitre IV- Lâchers et suivi de l'acclimatation du parasitoïde *Fopius arisanus* aux Comores

Introduction

La lutte biologique consiste en l'utilisation d'un agent auxiliaire parasitoïde, prédateur ou pathogène pour lutter contre une espèce nuisible ciblée. Dans notre cas, on parle d'une lutte biologique classique, car nous avons introduit un parasitoïde afin de contrôler une espèce de ravageur ciblée. Pour lutter contre *B. dorsalis* aux Comores, *F. arisanus* a été le candidat idéal vu sa biologie bien étudiée et sa capacité de parasitisme dont il a fait preuve à travers le monde notamment à Hawaï contre cette espèce (Vargas *et al.*, 2007). Comme dans tout programme de lutte biologique visant à introduire un organisme auxiliaire dans un nouveau territoire, plusieurs mesures s'imposaient afin de se conformer aux normes et risques phytosanitaires. De la longue série d'essais et d'erreurs qu'est l'histoire de la lutte biologique surgissent des succès remarquables d'un point de vue économique, écologique, social et/ou environnemental (Rousse, 2007). En lutte biologique, le candidat idéal doit diminuer une population de ravageur à un niveau acceptable et préserver une densité constante faible du ravageur pour prévenir de futures épidémies (Mills & Getz, 1996). *Fopius arisanus* a été introduit dans plusieurs parties du monde pour lutter contre les mouches des fruits. Il était parmi les espèces de parasitoïdes introduites à Hawaï entre 1947 et 1952 pour contrôler *B. dorsalis* (Haramoto & Bess, 1970). Selon Merkel (2014), le programme de contrôle biologique Hawaïen est celui qui a le plus de succès dans l'histoire de *F. arisanus* comme agent de lutte biologique. Un an après son introduction, la diminution de la population de *B. dorsalis* a été estimée à 60% (Newell & Haramoto, 1968). Il a été également introduit en Polynésie française où les récentes enquêtes montrent que le parasitoïde atteint plus de 50% du parasitisme sur *B. dorsalis* dans les fruits recueillis sur le terrain (Vargas *et al.*, 2007, Vargas *et al.*, 2012). Cependant, le succès de ce parasitoïde est limité à certains cas, tandis que dans d'autres, il n'a pas été établi ou seulement entraîné un faible parasitisme chez les espèces ciblées (Merkel, 2014). En Afrique, les récentes études, ont rapporté plus de 70 % de parasitisme sur *B. dorsalis* quand ils sont élevés par une alimentation artificielle (Mohamed *et al.*, 2010).

Matériel et méthodes

Introduction du parasitoïde

Fopius arisanus a été introduit aux Comores à partir de La Réunion et du Kenya afin de lutter contre *B. dorsalis* et éventuellement contre *C. capitata*. Pour La Réunion, les souches ont été fournies par le CIRAD 3P où elles ont été élevées sur *B. zonata*. Comme cette espèce est absente aux Comores, des mesures strictes de sécurité ont été prises pour ne laisser échapper aucun individu de la mouche. Aussi, un dispositif de quarantaine à double cages est mis en place pour assurer une sécurité totale concernant l'introduction de cette espèce. Les échantillons de *B. zonata* parasités ont été envoyés sous forme de pupes emballées de coton dans des petites boîtes d'émergence couvertes d'une maille de 2 mm bien scotchés. Après transport par avion jusqu'aux Comores, les boîtes d'émergence sont directement placées dans une cage de quarantaine composée d'une petite cage de 30 x 30 x 30 cm de maille 1,35 mm, à l'intérieur d'une cage plus grande de 50 x 50 x 50 cm (figure 4.1). La cage était surveillée quotidiennement à chaque heure entre 06h00 et 19h00, afin de surveiller l'émergence des adultes de *B. zonata* et de les tuer à l'intérieur pour éviter tout risque d'introduction accidentelle. De la nourriture composée d'un mélange d'eau et de miel sur éponge spontex imbibé dans un abreuvoir est placée dans la cage pour nourrir les adultes de *F. arisanus* émergés. A l'aide d'un aspirateur à bouche, les parasitoïdes émergés ont ensuite été transférés dans une autre cage d'élevage. Le même protocole d'introduction a été appliqué lors de l'envoi d'un lot de *F. arisanus* provenant de l'ICIFE au Kenya en 2015. Cette souche de parasitoïdes était élevée sur *B. dorsalis* à l'ICIFE, mais provenant, comme celle de La Réunion d'une introduction préalable des élevages de l'USDA de Hawaii.

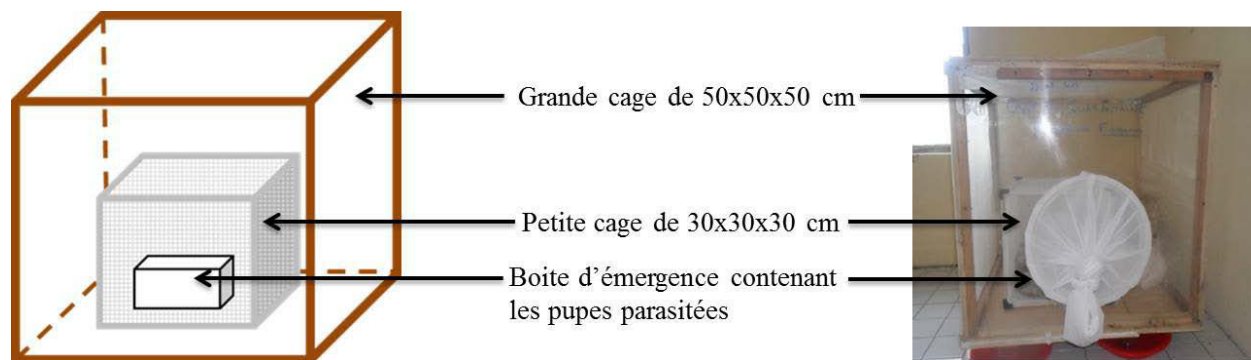


Figure 4.1. Cage de mise en quarantaine des pupes parasitées

Méthode d'élevage

La méthode d'élevage de *F. arisanus* a été conduite dans la salle d'élevage du laboratoire d'entomologie de l'INRAPE à Moroni à température ambiante. La température varie de 23 à 33 °C et l'humidité relative de 59 à 77 % selon la saison. La salle d'élevage est munie de deux grandes paillasse où sont posées les étagères contenant les cages. Les pieds des étagères sont mis dans des boîtes plongées dans des petites bassines contenant de l'eau pour éviter l'entrée des fourmis dans les cages d'élevages. La salle et les cages utilisées sont nettoyées toutes les semaines afin d'éviter le risque de contamination par des champignons ou la multiplication d'insectes indésirables comme les fourmis et les blattes.

Les individus prélevés de la cage de quarantaine issue directement des souches importées ont été placés dans d'autres cages de 30 x 30 x 30 cm de maille de 1,35 mm, au sein de l'insectarium de l'INRAPE. Ils ont été nourris de miel et d'eau. A l'aide d'une seringue, le miel est appliqué sur les parois externes de la cage de telle sorte que les parasitoïdes peuvent y accéder et se nourrir facilement. Un mélange d'eau et de miel placé dans une petite boîte avec une éponge spontex (Spontex, France) est également disposé à l'intérieur de la cage. La nourriture est renouvelée tous les trois jours.

Parallèlement, un élevage de *B. dorsalis* est conduit afin de disposer des œufs qui serviront d'hôtes aux parasitoïdes. Pour son élevage, des fruits de badamiers et de goyaviers ont été collectés dans différentes régions de la Grande-Comore et sont mis en incubation. Les individus émergés de ces fruits ont constitué la première génération des élevages au laboratoire. Ils sont nourris du sucre et d'hydrolysate de protéine mis dans une boîte rectangulaire non fermée, et de l'eau mise dans un abreuvoir dont le couvercle contient une éponge spontex plongé au fond de la boîte. Cette nourriture renouvelée deux fois par semaine. Après 15 jours, les œufs de *B. dorsalis* sont recueillis selon le même mode opératoire suivant pour l'élevage du parasitoïde *F. arisanus*.

Chaque semaine, des œufs de *B. dorsalis* fraîchement pondus dans des pondeurs artificiels sont mis dans les cages contenant les parasitoïdes adultes. Après 24h, les pondeurs sont retirés des cages, les œufs sont récupérés à l'aide d'une solution de nipagine benzoate et d'un pinceau souple et placés sur un milieu d'élevage (tableau 4.1). Les boîtes contenant le milieu ont été

placées dans d'autres boîtes d'élevages contenant du sable pour la pupaison des larves et dont les couvercles sont munis de mousseline. Si le milieu devient sec, une solution de nipagine benzoate est ajoutée. Deux tamisages sont réalisés chaque semaine et les pupes récupérées sont mis dans une boîte d'émergence placée à l'intérieur d'une cage. Après émergence des adultes, les parasitoïdes sont placés dans une autre cage pour un nouveau cycle de développement.

Tableau 4.1. Composition du milieu larvaire pour *Bactrocera dorsalis*

Composition	Quantité
Eau + Nipagine + Benzoate	600 ml (2gx2g/l)
Sucre	80 g
Levure de bière	40 g
Poudre de carottes	100 g
Poudre de maïs	100 g
Son de blé	100 g

Lâchers des parasitoïdes

Chaque lâcher de parasitoïdes a été composé d'individus de *F. arisanus* âgés de 7 à 10 jours afin d'avoir des femelles sexuellement matures et fécondés, aptes à pondre des œufs dans les larves et œufs de mouches des fruits sur le terrain. Entre 2013 et 2015, six lâchers ont été effectués (Tableau 4.2) dont quatre issus des souches élevées au laboratoire de l'INRAPE aux Comores sur *B. dorsalis* et dont les individus lâchés étaient issus du six à la huitième génération. Deux autres lâchers faits en 2015 ont été réalisés directement à partir des individus issus d'envois de pupes parasitées provenant du CIRAD 3P La Réunion et de l'ICIPE, Kenya.

Tableau 4.2. Lâchers du parasitoïde *F. arisanus* à la Grande-Comore. * Lâchers à partir d'individus issus de l'élevage à l'INRAPE (6-8 générations)

Zone de lâcher	Date de lâcher	Nb d'individus	Origine de la souche
Moroni - Rétaj	16 Novembre 2013	250	CIRAD 3P - La Réunion*
	30 Décembre 2013	200	CIRAD 3P - La Réunion*
Moroni - Lycée	16 Décembre 2013	250	CIRAD 3P - La Réunion*
Inrape - Mdé	29 Novembre 2014	250	CIRAD 3P - La Réunion*
	01 Octobre 2015	250	ICIPE - Kenya
Memboïdjou	15 Novembre 2015	300	CIRAD 3P - La Réunion

Trois lâchers ont eu lieu à Moroni dans un site avec présence de fruits de badamiers. Deux ont eu lieu à l'INRAPE (aux environs de Moroni) dans un site composé de diverses espèces fruitières (manguiers, orangers, avocatier et pruniers de Cythère). Le dernier lâcher a été effectué dans la région du Nord à Memboidjou dans un site d'orangers, mandariniers et manguiers (figure 4.2).

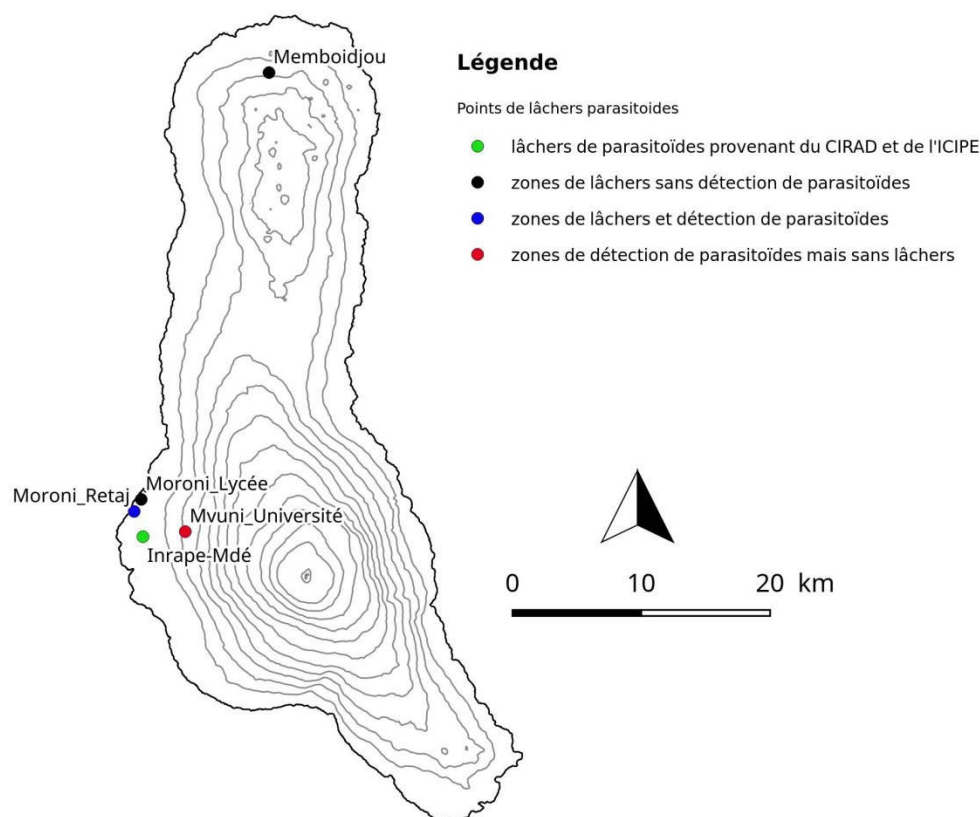


Figure 4.2. Zones de lâchers et de détections du parasitoïde *F. arisanus*

Méthode de suivi

Un suivi post-lâcher de l'acclimatation du parasitoïde *F. arisanus* a débuté en Novembre 2013. Des collectes de fruits se sont déroulées dans les zones de lâchers. Les fruits ont été collectés, étiquetés et transportés dans des boîtes fermées de mousseline, jusqu'au laboratoire d'Entomologie de l'INRAPE. Ces fruits ont ensuite été pesés, numérotés et mis dans des boîtes d'émergence dont le fond était tapissé de sable permettant aux larves d'effectuer leur pupaison. Deux tamisages du sable ont été effectués : un à la fin de la première semaine et un à la fin de la

deuxième semaine après collecte des fruits. Lors du deuxième tamisage, les fruits étaient ouverts afin de vérifier que des pupes ne soient pas restées à l'intérieur du fruit. Les pupes étaient placées dans des boîtes d'émergence fermées par une mousseline attachée par un élastique ou un couvercle percé de petits trous permettant à une bonne aération. Les boîtes ont été placées sur une étagère avec les pieds plongés dans de petites cuvettes d'eau, afin d'éviter que les fourmis puissent envahir les boîtes. Vingt-quatre heures après l'émergence, les adultes (parasitoïdes ou Tephritidae) étaient identifiés, dénombrés et conservés à l'alcool 95°C dans des tubes eppendorf.

Résultats

Entre Novembre 2013 et Décembre 2015, dans les zones de lâchers de *F. arisanus*, trois espèces de parasitoïdes (Braconidae : Opiinae) autres que *F. arisanus* ont émergé d'un lot de pupes où les adultes de mouche de *D. ciliatus* et de *D. punctatifrons* ont été trouvés, sur des fruits de margose (*Momordica charantia*) et chouchou (*Sechium edule*) (voire Chapitre III). Cependant, aucun parasitoïde n'a émergé des fruits hôtes de la mouche *B. dorsalis* tels que le fruit de badamier (*Terminalia catappa*), la mangue (*Mangifera indica*) ou le fruit de Cythère (*Spondias edulis*) présents dans les zones de lâchers.

Deux ans après les premiers lâchers, des individus adultes de *F. arisanus* ont été détectés à partir de fruits de badamier et de Cythère dans deux zones où des lâchers ont été effectués en 2013 d'une part et en 2014 et 2015 d'autre part (tableau 4.3). D'autres individus ont été obtenus sur goyave (*Psidium guajava*) et goyavier de Chine (*Psidium cattleianum*) à l'université de Mvouni, une zone de moyenne altitude (417 m) où aucun lâcher n'a été effectué, située à environ 2,5 à 3 km des deux zones de lâchers : Moroni-Rétaj et Inrape-Mdé (figure 4.2). Ainsi, dans un lot de 10 fruits de badamier, cinq *F. arisanus* et 397 *B. dorsalis* ont émergé. Dans un lot de 5 fruits de Cythère, 3 *F. arisanus* et 2 *B. dorsalis* ont émergé. Egalement, trois lots de 20 ; 5 et 10 fruits de goyavier de Chine ont donné émergence à 2, 1 et 9 *F. arisanus* et 39, 1 et 8 *B. dorsalis*, respectivement, et deux lots de 7 et 10 fruits de goyave ont donné émergence à 2 et 4 *F. arisanus* et 1 et 8 *B. dorsalis*, respectivement.

Tableau 4.3. Détection du parasitoïde *F. arisanus* aux Comores

Zones d'échantillonnage	Dates	Fruits-hôtes	Nb de fruits collectés	Nb de <i>F. arisanus</i>	Nb de <i>B. dorsalis</i>	Taux de parasitisme
Moroni-Rétaj	12/01/2016	<i>Terminalia catappa</i>	10	5	397	1%
Inrape-Cefader	15/02/2016	<i>Spondias edulis</i>	5	3	2	60%
Mvouni-Université	29/01/2016	<i>Psidium guajava</i>	7	2	1	67%
	04/03/2016	<i>Psidium cattleianum</i>	20	2	39	5%
	09/03/2016	<i>Psidium cattleianum</i>	5	1	1	50%
	20/04/2016	<i>Psidium cattleianum</i>	10	9	8	53%
	20/04/2016	<i>Psidium guajava</i>	10	4	8	33%

Discussion

Trois espèces de parasitoïdes (Braconidae : Opiinae) indigènes : *Psytalia phaeostigma*, *P. insignipennis* et *Diachasmimorpha fullawayi* ont émergé à partir des lots de pupes où des adultes de *D. ciliatus* et de *D. punctatifrons* ont été trouvés (voir chapitre III). Il n'existe aucune mention d'introduction volontaire pour une lutte biologique de ces espèces. On peut penser que lors de leur invasion ancienne (date d'invasion non connue), ces mouches des fruits ont été accompagnées de leurs ennemis naturels. Ces parasitoïdes sont originaires de la zone Afro-tropicale et de Madagascar (Wharton *et al.*, 1999, Wharton *et al.*, 2000). Cependant, les quelques individus de l'espèce *F. arisanus* n'ont été détectés qu'à partir du début de l'année 2016, deux ans après les premiers lâchers. Ils ont été obtenus à partir de fruits de badamier, de Cythère, de goyave et de goyavier de Chine. Selon Wharton & Gilstrap (1983), *F. arisanus* attaque principalement six espèces de Tephritidae présentes sur une large gamme de fruits cultivés et sauvages. Dans notre cas, dans tous les échantillons, les individus de *F. arisanus* émergés étaient accompagnés uniquement de la mouche *B. dorsalis*. On peut penser que cette espèce est le seul hôte actuel de ce parasitoïde aux Comores. La faible fréquence du parasitisme peut s'expliquer par la récente introduction du parasitoïde. Comme plusieurs lâchers ont été effectués après diverses introductions d'individus venant de La Réunion et du Kenya, une question se pose sur quel lâcher ou sur quelle souche a abouti à cette acclimatation du parasitoïde ? Le parasitoïde était-il déjà acclimaté mais avec une densité trop faible pour être détecté, et ce n'est qu'au bout de deux ans que nous avons pu le détecter ? La durée de latence était-elle due à une adaptation suite au changement d'hôte pour la souche élevée sur *B. zonata* ?

On peut se demander si ce retard d'acclimatation était dû au faible nombre de lâcher, à un problème d'adaptation aux nouvelles conditions environnementales ou au microhabitat (l'hôte) ? A part un lâcher en provenance de l'ICIPE au Kenya, les individus introduits aux Comores provenaient du CIRAD à La Réunion où *F. arisanus* est élevé à partir des œufs de *B. zonata*. Cependant, les premiers individus lâchés en 2013 et 2014 ont été élevés au laboratoire aux Comores sur *B. dorsalis* pendant 6 à 8 générations. L'adaptation à l'hôte ne semble donc être l'obstacle pour les individus lâchers en 2013 et 2014 vu leur multiplication préalable sur des œufs de *B. dorsalis* au laboratoire de l'INRAPE. Les facteurs climatiques jouent un rôle dans le déterminisme de développement du parasitoïde, de la longévité et du taux du parasitisme.

L'adaptation à ces facteurs a également été listée parmi les critères pour la sélection d'un potentiel agent de lutte biologique (Van Lenteren, 1986) et la température est souvent considérée comme étant le plus important dans l'acclimatation d'un parasitoïde introduit (Loni, 1997). Une plage de température de 20-30°C est appropriée et donne lieu à un taux plus élevé du parasitisme, ce qui correspond à la température optimale pour le développement et la survie de son hôte *B. dorsalis* (Rwomushana *et al.*, 2008a). En plus des conditions climatiques, l'état physiologique d'un parasitoïde peut modifier son comportement de sélection de l'hôte et donc son efficacité comme agent de lutte biologique (Rousse *et al.*, 2009).

Pour l'acclimatation de *F. arisanus* sur le terrain, globalement les conditions climatiques des Comores sont favorables à son installation et à sa multiplication. La présence de *B. dorsalis* en abondance sur le terrain devrait favoriser rapidement son expansion. Selon Mohamed *et al.* (2008), l'espèce hôte est connue pour avoir une forte influence sur le développement des parasitoïdes immatures. L'aptitude physiologique de l'hôte cible est le critère le plus crucial pour le succès d'un contrôle biologique (Salt, 1938, Hailemichael *et al.*, 1997). Bien que Wharton & Gilstrap (1983) ont reporté que *F. arisanus* attaque principalement six espèces de Tephritidae, ce parasitoïde est connu pouvoir se développer sur presque 40 espèces de mouches des fruits, et est aussi capable de plus parasiter certaines espèces de mouches des fruits non hôtes comme *Zeugodacus cucurbitae* (Wharton & Gilstrap, 1983, Harris & Bautista, 1996, Zenil *et al.*, 2004, Carmichael *et al.*, 2005, Rousse *et al.*, 2006). La gamme d'hôtes de *F. arisanus* paraît cependant être limitée à la famille de Tephritidae (Rousse *et al.*, 2006).

Contrairement à Hawaï où l'acclimatation de *F. arisanus* a été rapide après son introduction avec une réduction de la population de *B. dorsalis* estimée à 60% un an après son introduction (Newell & Haramoto, 1968), il a fallu attendre 25 mois aux Comores avant de retrouver les premiers individus. Ceci pourrait être dû à un délai de latence normal à toute installation d'une espèce étrangère dans un nouvel environnement ou juste lié à la probabilité de retrouver des individus. Bien que le nombre de 1500 individus lâchés sur une superficie de 1148 km² paraisse très inférieur par rapport à d'autres endroits, la répétition des lâchers à plusieurs reprises permet d'augmenter la probabilité de réussite. A La Réunion, une île de 2512 km² par exemple, entre 2003 et 2005, 75 000 individus avaient été lâchés sur l'ensemble du territoire (Quilici *et al.*, 2005). Selon Wang & Messing (2003a), les femelles de *F. arisanus* âgées de 24h peuvent déjà contenir en moyenne 18 œufs matures. Fournies de nourriture, elles peuvent avoir une centaine

œufs matures dans leurs ovaires 4 jours après l'émergence. Nos individus ont été nourris d'eau et de miel et lâchés 8 à 10 jours après leur émergence, principalement sur des terrains de badamier (*T. catappa*), où l'infestation des fruits par *B. dorsalis* est forte.

En perspective, l'installation et la multiplication de ce parasitoïde devront être suivis dans les années à venir afin de déterminer l'ensemble de sa gamme d'hôtes de Tephritidae aux Comores et son impact réel sur la densité des populations. Plusieurs résultats sont attendus de cette future étude, notamment la capacité de dispersion du parasitoïde par rapport aux zones de lâchers, à l'altitude, à la température et à la pluviométrie. L'observation d'un phénomène de compétition ou pas, avec les autres Opiinae déjà présents sur le territoire serait également intéressante. Une question importante sera également de déterminer l'origine de la souche qui s'est acclimatée : Réunion ou Kenya ou s'il y a eu brassage entre les deux. Enfin, après dispersion du parasitoïde, il serait intéressant de déterminer la gamme de fruits hôtes les plus utilisées par *F. arisanus* et si *F. arisanus* peut migrer vers les autres îles comme son hôte *B. dorsalis* sans introduction volontaire.

Discussion Générale

Discussion générale

De par sa position géographique entre le continent africain et Madagascar, l'archipel des Comores représente une zone intermédiaire importante et subit par conséquent les invasions biologiques provenant de ces deux zones géographiques. Les milieux isolés, tels que les îles, sont fragiles et plus susceptibles aux invasions par les espèces exotiques (Molles, 2006). En plus des voyageurs, l'augmentation des échanges commerciaux des produits agricoles avec Madagascar et les pays de la côte Est du continent africain, favorise les introductions des bioagresseurs des cultures sur l'archipel. Comme pour la plus part des invasions biologiques, l'arrivée de *B. dorsalis* en 2005 aux Comores (De Meyer *et al.*, 2012) est en train de modifier la structure de la communauté des Tephritidae indigènes ou ayant précédemment envahi ces îles. Par sa capacité invasive et sa dispersion rapide, *B. dorsalis* a envahi l'ensemble de l'archipel et infeste de plus en plus les fruits, y compris ceux précédemment exploités par les autres espèces de Tephritidae et tend à les exclure. Les objectifs de cette thèse étaient multiples : (i) inventorier les espèces de Tephritidae présentes aux Comores et leurs fluctuations en relation avec les facteurs climatiques et la phénologie des plantes-hôtes ; (ii) déterminer la gamme de plantes-hôtes des principales espèces et la préférence de chaque espèce de mouche sur chacun des fruits-hôtes et enfin (iii) inventorier les parasitoïdes indigènes des Tephritidae et le suivi de l'acclimatation du parasitoïde ovo-pupal *F. arisanus* introduit de 2013 à 2015 avec l'appui de l'ePRPV.

Inventaire des espèces de Tephritidae présentes aux Comores, fluctuations saisonnières de leurs populations en liaison avec les facteurs climatiques et la phénologie des principales plantes-hôtes

Cette étude basée sur un réseau de piégeage mis en place sur les îles de la Grande-Comore, Anjouan et Mohéli de 2013 à 2015, nous a permis de déterminer la diversité des espèces de Tephritidae présentes dans l'archipel. Sur l'ensemble des îles, en utilisant les attractifs Méthyl Eugenol, Trimedlure, Cuelure et de la levure de *Torula*, cinq espèces ont été détectées : *B. dorsalis*, *C. capitata*, *D. bivitatus*, *D. punctatifrons* et *D. ciliatus* (Chapitre II). Ces espèces figurent parmi les 10 espèces observées par De Meyer *et al.* (2012). Bien que les attractifs utilisés lors de cette étude sont sélectifs pour certaines espèces de Tephritidae, on peut probablement penser qu'après l'arrivée de *B. dorsalis* en 2005, il n'y a pas eu de nouvelles invasions par les Tephritidae aux Comores comme par exemple celle de *B. latifrons* en Tanzanie et au Kenya en

2006 (Mwatawala *et al.*, 2007), sauf si leur population reste très faible et indétectable. Parmi les Tephritidae capturés, *B. dorsalis* est l'espèce dominante dans toutes les régions durant toute la période de cette étude. Cela peut s'expliquer par son pouvoir invasif, sa dispersion rapide et par sa capacité de donner plusieurs générations durant presque toute l'année.

Des fluctuations saisonnières des populations des différentes espèces de Tephritidae ont été observées lors de cette étude. Toutes les espèces piégées ont eu des densités élevées pendant la saison chaude et pluvieuse que pendant la saison fraîche et sèche. Ainsi, la dynamique des populations des espèces de Tephritidae présentes aux Comores varie entre les espèces et dépend des conditions climatiques. Cependant, la forte augmentation de la densité de la population de *B. dorsalis* en 2015 sur Mohéli et Anjouan n'est pas uniquement due à l'effet du climat. Contrairement à la Grande-Comore, le nombre d'adultes de *B. dorsalis* piégés avec le Méthyl Eugénol était faible à Anjouan et très faible à Mohéli au début de cette étude en 2013. Son augmentation de la en 2015 sur ces deux îles peut s'expliquer par le fait d'une invasion récente sur ces dernières par rapport à la Grande-Comore car des piégeages effectués avec le même attractif en 2004 – 2005, n'avaient pas permis de détecter la présence de cette espèce sur ces deux îles (De Meyer *et al.*, 2012). Cunningham (1989) considère que le Méthyl Eugénol est l'un des attractifs les plus puissants pour attirer les mâles de *B. dorsalis*. De plus, Shelly *et al.* (2010) ont montré que deux pièges à Méthyl Eugénol par km² sont capables de détecter des très faibles densités de *B. dorsalis*. Ceci suggère fortement que *B. dorsalis* était bien absente des îles d'Anjouan et de Mohéli dans la période de 2004-2005. L'invasion récente sur ces deux îles est probablement liée aux échanges importants en fruits et légumes entre les trois îles de l'Union des Comores et par le manque de surveillance et de contrôle phytosanitaire rigoureux dans le pays. Toutefois, le scénario d'invasion directe par les adultes en lien avec la proximité de ces deux îles avec la Grande-Comore et Mayotte envahies respectivement en 2005 et 2007 n'est pas à exclure. Les espèces de mouches des fruits tropicales ont, en effet, une capacité considérable à parcourir de longues distances (Christenson & Foote, 1960, Bateman, 1977, Macfarlane *et al.*, 1987). L'île de Mohéli se trouve à 40 km de la Grande-Comore et d'Anjouan alors que cette dernière est à 70 km de Mayotte. Des études réalisées sur *B. dorsalis* ont également montré que cette espèce peut migrer sur de longues distances avec un maximum enregistré de 65 km (Steiner *et al.*, 1962, Yao *et al.*, 1977).

Cette étude montre que les facteurs climatiques peuvent affecter la distribution des Tephritidae aux Comores. Par exemple, la densité moyenne de *B. dorsalis* comme celle de *C. capitata* augmente pendant la saison chaude et pluvieuse. La densité de *B. dorsalis* augmente fortement avec la température et demeure élevée jusqu'aux zones où la précipitation annuelle ne dépasse pas les 3000 mm, au-delà desquelles sa population moyenne diminue. Pour *C. capitata*, sa densité augmente également avec la température mais sa population diminue au-delà de précipitations annuelles dépassant 1500 mm. Ces mêmes observations ont été approuvées par d'autres études, qui montrent que les pupes de *C. capitata* sont détériorées par immersion (Duyck *et al.*, 2006b), alors que les imagos sont tolérants au dessèchement (Weldon *et al.*, 2016). Egalement, de précédentes études suggèrent que *B. dorsalis* préfère un environnement chaud et humide (De Meyer *et al.*, 2010, De Villiers *et al.*, 2016). Ainsi, la distribution et la dynamique des populations des Tephritidae sont étroitement liées à la température et à la pluviométrie (Vera *et al.*, 2002, Duyck *et al.*, 2006b). Nos résultats montrent donc un partage de niche entre *B. dorsalis* et *C. capitata* lié à la température et la pluviométrie.

En plus des facteurs climatiques, la distribution des espèces de Tephritidae est étroitement liée à la disponibilité de leur gamme de plantes-hôtes. Ces trois facteurs, distribution des espèces, facteurs climatiques et phénologie des plantes sont liés les uns sur les autres sur le terrain. Lors de cette étude, il est constaté que l'augmentation de la densité de *B. dorsalis* pendant la saison chaude et pluvieuse, était liée à la présence des fruits tels que la mangue (*Mangifera indica*), le goyavier de Chine (*Psidium cattleianum*) et la goyave (*Psidium guajava*) sur les sites d'étude ; alors que l'augmentation de l'abondance de *C. capitata* était liée à la présence de la mangue, la goyave et de la mandarine. En Afrique continentale, une relation entre le début de la saison des pluies, l'augmentation du nombre de *B. dorsalis* et les dégâts sur la mangue, a aussi été précédemment observée (Vayssières *et al.*, 2005, Mwatawala *et al.*, 2006a).

La disponibilité des plantes pour les mouches des fruits dépend de l'abondance des plantes et de leur phénologie mais également des interactions biotiques telles que la compétition interspécifique (Hafsi *et al.*, 2016). Dans notre étude, une compétition interspécifique semble s'établir entre *B. dorsalis* et les espèces de cératites, *C. capitata* et *C. malgassa*. Détectée aux Comores par Kassim *et al.* (2000), *Ceratitis capitata*, était considérée comme étant le ravageur principal et les dommages des fruits causés par les Tephritidae dans ce pays étaient principalement liés à cette l'espèce jusqu'à l'arrivée de *B. dorsalis*. Très invasive et polyphage,

B. dorsalis a montré des populations très importantes et a modifié la communauté des espèces de Tephritidae pouvant aller probablement jusqu'à l'extinction de certaines espèces notamment *C. malgassa*. Une différenciation de niche au sein de la gamme d'hôtes semble être établie entre *B. dorsalis* et *C. capitata* avec une persistance de cette dernière uniquement sur les Solanaceae. *Bactrocera dorsalis* est reportée comme l'espèce la plus dominante sur les fruits des familles : d'Anacardiaceae, Annonaceae, Myrtaceae et Rutaceae. Cependant, certains fruits étaient infestés par ces deux espèces de Tephritidae, notamment *M. indica* (Anacardiaceae), *P. cattleianum* et *S. jambos* (Myrtaceae). L'effet du climat peut encore expliquer la coexistence entre ces deux espèces dans certains fruits hôtes. La densité de *B. dorsalis* étant élevée dans les zones de haute température et de pluviométrie moyenne en utilisant la mangue, le goyavier et la goyave, tandis que *C. capitata* était abondante dans les zones de température moyenne et de précipitation basse en utilisant la mangue, la goyave et la mandarine. L'invasion de *B. dorsalis* a probablement déplacé *C. capitata* des zones de basse altitude. En Tanzanie, *B. dorsalis* est la principale espèce de Tephritidae sur la mangue, qui était auparavant plus attaquée par *C. cosyra* et par d'autres espèces de *Ceratitis* indigènes (Mwatawala *et al.*, 2006a). Des observations similaires ont été reportées au Kenya (Ekesi *et al.*, 2009, Ekesi *et al.*, 2006, Rwomushana *et al.*, 2008a), Uganda (Isabirye *et al.*, 2015) et au Ghana (Badii *et al.*, 2015). Toutefois, en basse altitude *C. capitata*, résiste sur certains fruits non utilisés par *B. dorsalis* telles que le piment. Ainsi, les facteurs climatiques peuvent interagir sur la compétition interspécifique en excluant l'espèce la moins compétitive sur les plantes-hôtes communes. L'espèce excluse peut cependant résister en exploitant les plantes non utilisées par l'espèce compétitive.

Gamme de plantes-hôtes des principales espèces et préférence de chaque espèce de mouche sur chacun des fruits-hôtes

Parmi 42 espèces de fruits échantillonnés, notre étude a montré que 22 espèces de fruits cultivés et sauvages appartenant à 11 familles botaniques, étaient infestés par les mouches des fruits (Chapitre 3). Parmi les fruits infestés par les Tephritidae, 12 fruits de huit familles étaient infestés par *B. dorsalis* alors que cinq fruits de trois familles étaient infestés par *C. capitata*. Ces deux espèces polyphages sont décrites sur une très large gamme de plantes-hôtes cultivées et sauvages. *Bactrocera dorsalis* a été décrite sur 124 espèces et *C. capitata* sur 350 espèces de fruits hôtes dans le monde (Clarke *et al.*, 2005, Liquidó *et al.*, 1991). La polyphagie de *B. dorsalis* est favorisée par sa capacité à se développer durant toute l'année en infestant les fruits sauvages en

dehors des saisons des fruits cultivés et maintient ainsi ses populations. En Afrique, *B. dorsalis* a une large gamme d'hôtes infestant 19 espèces plantes au Ghana (Badii *et al.*, 2015), 14 espèces au Kenya (Rwomushana *et al.*, 2008a) et plus de 40 espèces dans la partie Centrale et Ouest du continent (Goergen *et al.*, 2011), malgré son invasion relativement récente sur le continent.

Dans notre étude, *B. dorsalis* a été trouvée principalement dans les fruits appartenant aux familles de Myrtaceae, Anacardiaceae, Rutaceae, Annonaceae, Combretaceae et Rosaceae. Des observations similaires ont été observées dans d'autres études. Au Kenya par exemple, Rwomushana *et al.* (2008a) ont montré que les fruits infestés par *B. dorsalis* étaient généralement de la famille d'Anacardiaceae, Annonaceae et Rutaceae. Les fruits de certaines familles ont été moins infestés par *B. dorsalis* comme les fruits de la famille des Cucurbitaceae excepté la margose, occasionnellement infestée par cette espèce. Les fruits de cette famille ne sont pas préférés par *B. dorsalis* (Badii *et al.*, 2015, Mwatawala *et al.*, 2009). Cependant, selon Goergen *et al.* (2011), *B. dorsalis* a été détectée sur huit fruits de Cucurbitaceae en Afrique de l'Ouest et Centrale. Aux Comores, plusieurs espèces du genre *Dacus* sont également présentes sur les Cucurbitaceae. *Dacus punctatifrons* a été trouvée sur le concombre (*Cucumis sativus*) alors que *D. bivittatus* et *D. ciliatus* ont été obtenus principalement à partir du margose (*Momordica charantia*). D'autres études ont montré de telles observations sur les espèces *D. bivittatus* (White, 2006), *Dacus ciliatus* (Mwatawala *et al.*, 2006a) et *Dacus punctatifrons* (De Meyer *et al.*, 2012).

Notre étude montre également que parmi les fruits échantillonnés, certains n'étaient pas infestés par aucune espèce de Tephritidae, bien qu'ils soient hôtes dans d'autres régions du monde. Il s'agit par exemple de l'avocat, de la papaye et du citron. *Bactrocera dorsalis* attaque l'avocat en Tanzanie (Geurts *et al.*, 2012) et la papaye au Bénin (Goergen *et al.*, 2011). Les espèces non infestées pourraient être des fruits non hôtes des Tephritidae à la Grande-Comore ou pourraient devenir hôtes de *B. dorsalis* si cette espèce continue à étendre sa gamme d'hôte.

Dans notre cas, *C. capitata* a été retrouvé, infestant des fruits de 5 familles : Anacardiaceae, Myrtaceae, Solanaceae, Oxalidaceae et Combretaceae. Dans la littérature, la plupart des plantes hôtes de *C. capitata* appartiennent aux familles des Myrtaceae, Rosaceae, Rutaceae et Sapotaceae (Liquido *et al.*, 1991). Aux Comores, des fruits ont été infestés beaucoup plus par *B. dorsalis* que par *C. capitata*. Cela peut s'expliquer également par la capacité d'invasion et de compétitivité des espèces du genre *Bactrocera* par rapport aux espèces du genre *Ceratitis*. Cette forte compétition à

l'utilisation de l'hôte a été observée à La Réunion, entre *B. zonata* et les espèces de *Ceratitis* notamment *C. capitata* et *C. quilicii* (Duyck *et al.*, 2006a).

Déplacement compétitifs entre les espèces de Tephritidae aux Comores

Bien que *C. capitata* ait été considéré comme le ravageur principal des fruits aux Comores, notre présente étude a montré que plusieurs fruits cultivés et sauvages étaient beaucoup plus infestés par *B. dorsalis* que par *C. capitata*. Cette dernière était principalement présente sur *Capsicum chinense* (Solanaceae), *Psidium cattleianum* (Myrtaceae) et *Mangifera indica* (Anacardiaceae). Avant l'invasion de *B. dorsalis*, *C. capitata* infestait principalement la mangue et les agrumes. Dans notre étude, *B. dorsalis* tend à remplacer *C. capitata* dans ces fruits particulièrement sur les agrumes dont aucun fruit n'a été retrouvé infesté par *C. capitata*, alors qu'il s'agit de plantes hôtes très importantes (Ovruski *et al.*, 2003). Egalement, même sur les principaux fruits hôtes de *C. malgassa* tels que le goyavier et les agrumes (Dubois, 1965), aucun individu de cette espèce n'a pas été trouvé. Elle pourrait ainsi avoir été exclue par la compétition de *B. dorsalis* jusqu'à une probable extinction ou un déplacement de ses populations résiduelles vers un fruit hôte non échantillonné.

Après l'invasion de *B. dorsalis*, le déclin de la gamme d'hôte de *C. capitata* au profit de l'espèce invasive, a été également observé au Benin (Goergen *et al.*, 2011). De même, *B. dorsalis* a dépassé *C. capitata* pour devenir l'espèce dominante à Hawaï (Vargas *et al.*, 1995). Cependant, *C. capitata* est extrêmement polyphage et a été reporté en Afrique sur 100 plantes-hôtes appartenant à 30 familles (De Meyer *et al.*, 2002). La diminution du nombre de plantes infestées par *C. capitata* lors de cette étude et sur d'autres études récentes en Afrique, est probablement liée au déplacement compétitif engendré par *B. dorsalis*. Au Ghana par exemple, *C. cosyra*, auparavant l'espèce dominante, a été remplacée par *B. dorsalis* sur la mangue, le marula, le corossol, le poivron vert et le kaki (Badii *et al.*, 2015).

Plusieurs espèces de *Bactrocera* polyphages sont très compétitives et ont la capacité de déplacer les *Ceratitis* indigènes de leurs fruit hôtes (Duyck *et al.*, 2008, Mwatawala *et al.*, 2006b). Dans cette présente étude, *B. dorsalis* n'a pas été trouvée sur la tomate alors qu'elle a déjà été mentionnée comme plante hôte au Ghana (Badii *et al.*, 2015). Cela pourrait être le résultat de la compétition avec *N. cyanescens* pour ce fruit ou au fait que *B. dorsalis* n'a pas encore atteint la totalité de sa gamme d'hôtes aux Comores. *Neoceratitis cyanescens* a été

obtenue principalement à partir des fruits de la famille de Solanaceae tels que le bringellier (*Solanum mauritianum*), le bringelle marron (*Solanum torvum*), le piment (*Capsicum chinense*) et la tomate (*Solanum lycopersicum*). *Neoceratitis cyanescens* est un important ravageur de la tomate dans les îles de l'Océan Indien comme à Madagascar et à La Réunion (Brévault *et al.*, 2008). Cette étude confirme donc que les plantes-hôtes connues pour *N. cyanescens* appartiennent à la famille de Solanaceae (White & Elson-Harris, 1992). Ainsi, aux Comores, *N. cyanescens* semble occuper la niche des Solanaceae uniquement et partage le piment (*Capsicum chinense*) avec *C. capitata*.

Inventaire des parasitoïdes indigènes des Tephritidae et suivi de l'acclimatation du parasitoïde ovo-pupal F. arisanus

Cette étude constitue une ébauche très importante dans la connaissance des parasitoïdes des Tephritidae aux Comores où aucune donnée n'était disponible. Trois parasitoïdes indigènes et un introduit, tous de la famille des Braconidae, sous-famille d'Opiinae ont émergé des fruits. Il s'agit de : *Fopius arisanus*, *Diachasmimorpha fullawayi*, *Psytalia insignipennis* et *P. phaeostigma*. Ces trois derniers parasitoïdes sont aussi connus de Madagascar et de la région afrotropicale. Répandue dans cette zone afrotropicale, *D. fullawayi* a été décrite du Sénégal au Nigéria et à travers le Congo jusqu'au Kenya (Wharton, 1999, Wharton *et al.*, 2000). Cette espèce a également été signalée en Espagne et à Hawaï (Beardsley, 1961). *Diachasmimorpha fullawayi* a été rapporté comme parasitoïde de plusieurs espèces de *Ceratitis* (Wharton *et al.*, 2000), mais les individus obtenus dans notre étude ont été issus des lots de fruits infestés uniquement par *B. dorsalis* et *D. punctatifrons*. Ce parasitoïde a également comme hôte, *C. capitata* (Fisher & Madl, 2008). Selon Wharton *et al.* (1999), *P. insignipennis* est considéré comme indigène des Mascareignes et de Madagascar. Bien que cette espèce ait été initialement décrite comme étant un parasitoïde de la mouche *N. cyanescens*, *P. insignipennis* a été détecté sur *C. capitata* et *C. catovrii* à La Réunion (Wharton *et al.*, 1999). Dans notre étude, *P. insignipennis* était associé avec des lots de *D. ciliatus*. Originaire de la zone afrotropicale, *P. phaeostigma* a été décrit au Cameroun, au Congo, en Afrique du Sud et au Kenya (Fisher & Madl, 2008). Dans l'océan indien, cette espèce a été décrite à La Réunion, Madagascar et Mayotte où il parasite la mouche *D. ciliatus* (Fisher & Madl, 2008). Il a également comme hôte l'espèce *C. capitata*. Cependant, ces parasitoïdes n'ont fait l'objet d'aucune introduction volontaire pour une lutte biologique aux Comores. Il est donc possible qu'ils soient arrivés aux Comores par voie naturelle

ou par une introduction involontaire à travers les produits frais importés de Madagascar ou des pays de la cote Est Africaine en même temps que les introductions de leur Tephritidae hôtes. Ces résultats liés au parasitisme peuvent nous amener à penser que la densité faible de certaines espèces de mouches telles que *C. capitata*, *D. ciliatus* et *N. cyanescens*, observée sur le terrain pourrait être dû à la régulation de ces populations par les parasitoïdes en plus de la compétition induite par l'arrivée de *B. dorsalis*.

Fopius arisanus a été introduit aux Comores entre 2013 et 2015. 26 individus ont été obtenus à partir de fruits récoltés sur le terrain au début de l'année 2016. Ces individus ont été observés à partir de fruits de *T. catappa*, *P. guajava*, *P. cattleianum* et *S. dulcis*. *Fopius arisanus* est polyphage et peut parasiter *C. capitata* et plusieurs espèces du genre *Bactrocera* (Rousse *et al.*, 2005). Dans notre étude, *F. arisanus* a émergé uniquement à partir des fruits infestés par *B. dorsalis*. Le peu d'individus obtenus est probablement lié à son introduction récente et le peu d'individus utilisés lors des campagnes d'introduction. Cependant, avec une présence détectée déjà dans de nombreux fruits-hôtes, sa multiplication et son implication pour la lutte contre l'espèce invasive *B. dorsalis*, semble prometteuse dans les années à venir. Toutefois, comme *F. arisanus* est un parasitoïde d'œufs et de larves de stade L1, il est probable que son installation ne soit pas compatible avec les précédents parasitoïdes larvaires de stades tardifs (L2 et L3). Selon Vargas *et al.* (2002), *F. arisanus* déplace les autres parasitoïdes larvo-pupaux comme *Diachasmimorpha longicaudata* et *D. tryoni*, des parasitoïdes qui attaquent les larves de stades L2 et L3.

Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale et perspectives

Cette thèse a permis une meilleure connaissance de la communauté de Tephritidae présentes dans l'archipel des Comores et des facteurs la structurant. Ce travail a été réalisé dans le but d'appréhender le maximum d'informations sur la bioécologie de ces bioagresseurs des cultures afin d'apporter des moyens de gestion contre ces nuisibles, avec notamment l'introduction d'un parasitoïde. Ainsi, la surveillance pendant une période de deux ans d'un réseau de piégeage à l'échelle des trois îles de l'Union des Comores a révélé la présence de cinq espèces de Tephritidae. Parmi ces espèces, *B. dorsalis* est largement dominante dans toutes les îles et pour toutes les périodes de l'année, avec une densité beaucoup plus élevée pendant la saison chaude et pluvieuse. Les résultats suggèrent une possible compétition interspécifique entre *B. dorsalis* et *C. capitata*. L'invasion de *B. dorsalis* peut avoir engendré une possible extinction de *C. malgassa* et un déplacement de *C. capitata* vers les zones de hautes altitudes. Après avoir envahi la Grande-Comore en 2005, l'espèce invasive *B. dorsalis* semble avoir envahi par la suite l'île d'Anjouan puis celle de Mohéli.

Afin de déterminer les plantes-hôtes des Tephritidae présentes aux Comores, 42 espèces fruitières appartenant à 22 familles ont été échantillonnées durant une période de trois ans. Six espèces de Tephritidae ont émergé des fruits infestés avec un quasi dominance de *B. dorsalis*. Cette espèce a été dominante dans plusieurs fruits hôtes dont les plus infestés sont l'annone sauvage (*A. senegalensis*) et le badamier (*T. catappa*) qui constituent des réservoirs importants pour la multiplication de ce nuisible. Ces infestations ont été également observées dans beaucoup des fruits cultivés notamment la mangue et les agrumes, lesquels les dommages ont été auparavant causées par l'espèce *C. capitata*. Cette dernière a été uniquement dominante sur le piment.

Plusieurs espèces de Tephritidae décrites précédemment sur l'archipel, n'ont pas été détectées lors de cette présente étude. Elles sont probablement en très petite densité ou voir même absentes. Beaucoup d'espèces du genre *Bactrocera* sont extrêmement compétitives et peuvent déplacer les espèces du genre *Ceratitis* résidentes (Mwatawala *et al.*, 2006a, Duyck *et al.*, 2008). Avec l'invasion de *B. dorsalis* et l'augmentation de sa densité, un déplacement compétitif des espèces du genre *Ceratitis* a probablement eu lieu. Bien que *C. capitata* et *C. malgassa* soient attirés par le Trimedlure (De Meyer *et al.*, 2012), peu d'individus de *C. capitata* et aucun individus de *C.*

malgassa ont été piégés lors de notre étude. Ces résultats suggèrent que l'invasion de *B. dorsalis* a provoqué une forte diminution de la densité de *C. capitata* et l'extinction locale de *C. malgassa*. Cela ne peut pas être complètement démontré car aucune donnée n'est disponible sur la densité de *C. capitata* et de *C. malgassa* avant l'établissement de *B. dorsalis* aux Comores, même si *C. capitata* était considéré comme le ravageur principal avant l'établissement de *B. dorsalis*.

Quatre parasitoïdes des Tephritidae ont émergé des échantillons de fruits, parmi lesquels *F. arisanus*, un parasitoïde ovo-pupal introduit aux Comores en 2013 pour la lutte contre *B. dorsalis*. Trois autres espèces de parasitoïdes indigènes *D. fullawayi*, *P. insignipennis* et *P. phaeostigma* ont émergé à partir des Dacinae.

En perspective, il serait intéressant de voir jusqu'à quel niveau *B. dorsalis* va impacter la communauté des Tephritidae présente aux Comores. Par exemple, est-ce que sa présence peut conduire à l'extinction locale d'autres Tephritidae. De même, il serait pertinent de suivre la dispersion de *F. arisanus* afin de déterminer toutes ses plantes-hôtes aux Comores, sa capacité de dispersion, son impact sur la densité de *B. dorsalis* et son éventuel développement sur d'autres Tephritidae. Un suivi des taux de parasitisme sur l'ensemble des îles selon les fruits-hôtes, serait également crucial. Par ailleurs, des études de génétique des populations serait intéressantes pour tenter de caractériser l'origine des populations de *F. arisanus* présentes aux Comores (Cirad et/ou Icipe) et les routes d'invasion des populations de *B. dorsalis* à partir du Kenya, foyer de la première infestation africaine en 2003, et les différentes îles de l'archipel des Comores dont Grande-Comore, Anjouan, Mohéli et Mayotte qui ont connu une invasion récente.

En plus des parasitoïdes d'œufs et de larves identifiés lors des échantillonnages de fruits, il serait également important de faire des prélèvements spécifiques qui viseront à inventorier les prédateurs présents au niveau du sol (Formicidae, Coleoptera...) qui peuvent constituer des facteurs de régulation importants des stades larvaires, et à quantifier leur abondance. En outre, préconiser l'utilisation de « pupes-sentinelles » qui permettront d'inventorier les parasitoïdes de pupes et de mesurer leur impact sur ce stade.

En parallèle avec cette introduction du parasitoïde *F. arisanus*, la combinaison avec d'autres moyens de lutte biologique notamment l'utilisation d'un prédateur comme la fourmi tisserande

Oecophylla longinoda ou d'un champignon entomopathogène tels que *Beauveria bassiana* pourrait être une voie intéressante pour un contrôle plus efficace sur les Tephritidae.

Enfin, pour limiter des nouvelles invasions éventuelles par les Tephritidae, les Comores devront renforcer leur système de surveillance phytosanitaire dans les portes d'entrées des produits frais par le commerce et les passagers.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADANDONON, A., VAYSSIERES, J. F., SINZOGAN, A. & VAN MELE, P. 2009. Density of pheromone sources of the weaver ant *Oecophylla longinoda* affects oviposition behaviour and damage by mango fruit flies (Diptera: Tephritidae). *International Journal of Pest Management*, 55, 285-292.
- ADJANOHOON, E. J., AKE ASSI, L., AHMED, A., EYME, J., GUINKO, S., KAYONGA, A., KEITA, A. & LEBRAS, M. 1982. Contribution aux études ethnobotaniques et floristiques aux Comores. *Agence de Coopération Culturelle et Technique. Paris*, 216.
- ALTUZAR, A., MONTOYA, P. & ROJAS, J. C. 2004. Response of *Fopius arisanus* (Hymenoptera : Braconidae) to fruit volatiles in a wind tunnel. *Florida Entomologist*, 87, 616-618.
- ALUJA, M. 1996. Future trends in fruit fly management. *Fruit Fly Pests*, 309-320.
- ALUJA, M. & PROKOPY, R. J. 1993. Host odor and visual stimulus interaction during intratree host finding behavior of *Rhagoletis pomonella* flies. *Journal of Chemical Ecology*, 19, 2671-2696.
- ANLLAOUDDINE, A. H. 2009. *Caractérisation écologique des espèces végétales les plus utilisées et de leurs habitats sur la partie Nord du massif de la grille (Grande-Comore), inventaire ethnobotanique, écologie et cartographie*, Mémoire pour l'obtention du Diplôme d'Etudes Approfondies de biologie et écologie végétales, Option: Ecologie végétale appliquée. Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo. 147 pages.
- APPIAH, E. F., EKESI, S., SALIFU, D., AFREH-NUAMAH, K., OBENG-OFORI, D., KHAMIS, F. & MOHAMED, S. A. 2013. Effect of temperature on immature development and longevity of two introduced opiine parasitoids on *Bactrocera invadens*. *Journal of Applied Entomology*, 137, 571-579.
- AUBERT, B. 1984. Les cultures fruitières dans l'archipel des Comores, une évaluation phytosanitaire. Compte-rendu de mission effectué à la demande de la FAO du 2 au 10 mai 1984. IRFA-Réunion
- BADII, K., BILLAH, M., AFREH-NUAMAH, K. & OBENG-OFORI, D. 2015. Species composition and host range of fruit-infesting flies (Diptera: Tephritidae) in northern Ghana. *International Journal of Tropical Insect Science*, 35, 137-151.
- BATEMAN, M. 1972. The ecology of fruit flies. *Annual review of entomology*.
- BATEMAN, M. A. 1977. Dispersal and species interaction as factors in the establishment and success of tropical fruit flies in new areas. In *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 10, 106-112.
- BATEMAN, M. A., BOLLER, E. F., BUSH, G. L., CHAMBERS, D. L., ECONOMOPOULOS, P. & B.S., F. 1976. Fruit flies. In studies in biological control, ed. VL Delucchi, 1:1149. *Cambridge University. Press*, 304.
- BAUTISTA, R. C. & HARRIS, E. J. 1997. Effects of multiparasitism on the parasitization behavior and progeny development of Oriental fruit fly parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Economic Entomology*, 90, 757-764.
- BAUTISTA, R. C., HARRIS, E. J. & LAWRENCE, P. O. 1998. Biology and rearing of the fruit fly parasitoid *Biosteres arisanus*: clues to insectary propagation. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 89, 79-85.

- BESS, H. A., VAN DEN BOSCH, R. & HARAMOTO, F. H. 1961. Fruit fly parasites and their activities in Hawaii. *Proc Hawaiian Entomol Soc* 17, 367-378.
- BIGLER, F. 1982. The post larval mortality of the olive fly, *Dacus oleae* Gmel (Dipt, Tephritidae), in oleaster areas of Western Crete. *Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie-Journal of Applied Entomology*, 93, 76-89.
- BOKONON-GANTA, A. H. 2012. Rôle des programmes nationaux (NARS) dans la gestion intégrée des mouches des fruits en Afrique. Atelier régional COLEACP-EDES-PIP sur les mouches des fruits Ouagadougou, Burkina-Faso du 21 - 23 février. <http://afri-fly.files.wordpress.com/>.
- BOLLER, E. & REMUND, U. 1989. Qualitative and quantitative life-table studies in *Rhagoletis cerasi* in Northwest Switzerland. . *Fruit Flies of Economic Importance* (ed. by R. Cavalloro), , 25-34.
- BORDAT, D. & ARVANITAKIS, L. 2004. Arthropodes des cultures légumières d'Afrique de l'Ouest, Centrale, Mayotte et Réunion. Montpellier, France: CIRAD.
- BOROWIEC, N., QUILICI, S., MARTIN, J., ISSMAILA, M. A., CHADHOULIATI, A. C., YOUSOUFA, M. A., BEAUDOIN-OLLIVIER, L., DELVARE, G. & REYNAUD, B. 2010. Increasing distribution and damage to palms by the Neotropical whitefly, *Aleurotrachelus atratus* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Journal of Applied Entomology*, 134, 498-510.
- BRÉVAULT, T. 1999. *Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate, Neoceratitis cyanescens*, PhD. Thesis. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier, France. 139 pages.
- BRÉVAULT, T., DUYCK, P. F. & QUILICI, S. 2008. Life-history strategy in an oligophagous tephritid: the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Ecological Entomology*, 33, 529-536.
- BRÉVAULT, T. & QUILICI, S. 1999. Factors affecting behavioural responses to visual stimuli in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Physiological Entomology*, 24.
- CARMICHAEL, A. 2008. Parasitoid (*Fopius arisanus*). Updatad on 4/8/2008 Available online: PaDIL - <http://www.padil.gov.au>
- CARMICHAEL, A. E., WHARTON, R. A. & CLARKE, A. R. 2005. Opiine parasitoids (Hymenoptera : Braconidae) of tropical fruit flies (Diptera : Tephritidae) of the Australian and South Pacific region. *Bulletin of Entomological Research*, 95, 545-569.
- CHRISTENSON, L. D. & FOOTE, R. H. 1960. Biology of fruit flies. *Annual review of entomology*, 5, 171-192.
- CLARKE, A. R., ARMSTRONG, K. F., CARMICHAEL, A. E., MILNE, J. R., RAGHU, S., RODERICK, G. K. & YEATES, D. K. 2005. Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annu. Rev. Entomol.*, 50, 293-319.
- COPELAND, R. S., LUKE, Q. & WHARTON, R. A. 2009. Insects Reared from the Wild Fruits of Kenya. *Journal of East African Natural History*, 98, 11-66.
- COPELAND, R. S., WHARTON, R. A., LUKE, Q. & DE MEYER, M. 2002. Indigenous hosts of *Ceratitidis capitata* (Diptera : Tephritidae) in Kenya. *Annals of the Entomological Society of America*, 95, 672-694.
- COPELAND, R. S., WHITE, I. M., OKUMU, M. I. L. L. I. C. E. N. T., MACHERA, P. E. R. I. S. & WHARTON, R. A. 2004. Insects associated with fruits of the Oleaceae (Asteridae,

- Lamiales) in Kenya, with special reference to the Tephritidae (Diptera). *Bishop Mus Bull Entomol*, 12, 135-164.
- CORNELIUS, M. L., DUAN, J. J. & MESSING, R. H. 1999. Visual stimuli and the response of female oriental fruit flies (Diptera : Tephritidae) to fruit-mimicking traps. *Journal of Economic Entomology*, 92, 121-129.
- DE MEYER, M. 2000. Systematic revision of the subgenus *Ceratitis* MacLeay s.s. (Diptera, Tephritidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128, 439-467.
- DE MEYER, M., COPELAND, R., LUX, S., MANSELL, M., QUILICI, S., WHARTON, R., WHITE, I. & ZENZ, N. 2002. Annotated checklist of host plants for Afrotropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the Genus *Ceratitis*. *Musée Royale de l'Afrique Centrale Tervuren Belgique*, 27, 1-91.
- DE MEYER, M. & FREIDBERG, A. 2012. Taxonomic revision of the fruit fly genus *Neoceratitis* Hendel (Diptera: Tephritidae). *Zootaxa*, 24-39.
- DE MEYER, M., QUILICI, S., FRANCK, A., CHADHOULIATI, A., ISSIMAILA, M., YOUSOUFA, M., ABDOUL-KARIME, A.-L., BARBET, A., ATTIE, M. & WHITE, I. 2012. Records of frugivorous fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacini) from the Comoro archipelago. *African Invertebrates*, 53, 1-9.
- DE MEYER, M., ROBERTSON, M. P., MANSELL, M. W., EKESI, S., TSURUTA, K., MWAICO, W., VAYSSIERES, J. & PETERSON, A. T. 2010. Ecological niche and potential geographic distribution of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera, Tephritidae). *Bulletin of entomological research*, 100, 35-48.
- DE MEYER, M., ROBERTSON, M. P., PETERSON, A. T. & MANSELL, M. W. 2008. Ecological niches and potential geographical distributions of Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*) and Natal fruit fly (*Ceratitis rosa*). *Journal of Biogeography*, 35, 270-281.
- DE VILLIERS, M., HATTINGH, V., KRITICOS, D. J., BRUNEL, S., VAYSSIERES, J. F., SINZOGAN, A., BILLAH, M. K., MOHAMED, S. A., MWATAWALA, M., ABDELGADER, H., SALAH, F. E. E. & DE MEYER, M. 2016. The potential distribution of *Bactrocera dorsalis*: considering phenology and irrigation patterns. *Bulletin of Entomological Research*, 106, 19-33.
- DEBACH, P. 1966. The competitive displacement and coexistence principles. *Annual review of entomology*.
- DREW, R. A. I., TSURUTA, K. & WHITE, I. M. 2005. A new species of pest fruit fly (Diptera : Tephritidae : Dacinae) from Sri Lanka and Africa. *African Entomology*, 13, 149-154.
- DUBOIS, J. 1965. La mouche des fruits malgache (*Ceratitis malagassa* MUNRO) et autres insectes des agrumes, pêchers et pruniers à Madagascar. *Fruits*, 20, 435-460.
- DUYCK, P.-F. 2005. *Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion* Thèse présentée à l'Université de La Réunion pour obtenir le Diplôme de Doctorat. Discipline: Biologie Animale. Université de la Réunion. Faculté des Sciences et Technologies.
- DUYCK, P.-F., DAVID, P., JUNOD, G., BRUNEL, C., DUPONT, R. & QUILICI, S. 2006a. Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion *Ecology*, 87, 1770-1780.
- DUYCK, P. F., DAVID, P., PAVOINE, S. & QUILICI, S. 2008. Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology*, 33, 439-452.

- DUYCK, P. F., DAVID, P. & QUILICI, S. 2004. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29, 511-520.
- DUYCK, P. F., DAVID, P. & QUILICI, S. 2006b. Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology*, 75, 518-526.
- DUYCK, P. F. & QUILICI, S. 2002. Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera : Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*, 92, 461-469.
- EKESI, S. & BILLAH, M. K. 2006. *A field guide to the management of economically important tephritid fruit flies in Africa*. Nairobi (KE).
- EKESI, S., BILLAH, M. K., NDERITU, P. W., LUX, S. A. & RWOMUSHANA, I. 2009. Evidence for competitive displacement of *Ceratitis cosyra* by the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) on mango and mechanisms contributing to the displacement. *Journal of Economic Entomology*, 102, 981-991.
- EKESI, S., DE MEYER, M., MOHAMED, S. A., VIRGILIO, M. & BORGEMEISTER, C. 2016. Taxonomy, ecology and management of native and exotic fruit fly species in Africa. *Annual Review of Entomology*, Vol 61, 61, 219-238.
- EKESI, S., NDERITU, P. & RWOMUSHANA, I. 2006. Field infestation, life history and demographic parameters of *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta & White, a new invasive fruit fly species in Africa. *Bull. Entomol. Res.*, 96, 379-386.
- EMERICK, C. M. & DUNCAN, R. A. 1982. Age progressive volcanism in the Comores Archipelago, western Indian Ocean and implications for Somali plate tectonics. *Earth and Planetary Science Letters, Elsevier Science Publishers B.V, Amsterdam - Printed in the Netherlands*, 60, 415-428.
- FERNANDESDASILVA, P. G. & ZUCOLOTO, F. S. 1993. The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, 39, 883-887.
- FISHER, M. & MADL, M. 2008. Review of the Opiinae of the Malagasy Subregion (Hymenoptera: Braconidae). *Linzer Biologische Beiträge*, 40, 1467-1489.
- FITT, G. P. 1986. The Roles of Adult and Larval Specializations in Limiting the Occurrence of 5 Species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae) in Cultivated Fruits. *Oecologia*, 69, 101-109.
- FLETCHER, B. S. 1979. Overwintering survival of adults of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*, under natural conditions. *Australian Journal of Zoology*, 27, 403-411.
- FLETCHER, B. S. 1987. The biology of Dacine fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 32, 115-144.
- FONTAINE, R. 2016. Alerte *Bactrocera dorsalis* détectée à l'île Maurice. *Bulletin de santé du végétal*.
- FOURÉ, E. 1997. Les principales contraintes phytosanitaires de la culture du bananier dans l'archipel des Comores. Actions et moyens à mettre en oeuvre. Rapport de mission en République Fédérale Islamique des Comores du 6 au 26 avril 1997. 118 pages.
- GEURTS, K., MWATAWALA, M. & DE MEYER, M. 2012. Indigenous and invasive fruit fly diversity along an altitudinal transect in Eastern Central Tanzania. *Journal of Insect Science*, 12, 12.
- GOERGEN, G., VAYSSIERES, J. F., GNANVOSSOU, D. & TINDO, M. 2011. *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae), a new invasive fruit fly pest for the afrotropical region: host plant range and distribution in West and Central Africa. *Environmental Entomology*, 40, 844-854.

- GUILLEMAUD, T., CIOSI, M., LOMBAERT, E. & ESTOUP, A. 2011. Biological invasions in agricultural settings: Insights from evolutionary biology and population genetics. *Comptes Rendus Biologies*, 334, 237-246.
- HAFSI, A., B, F., V, R., F, C., S, Q., B, C. & PF, D. 2016. Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecology*, 12.
- HAGEN, K. S. 1953. A premating period in certain species of the genus *Opius* (Hymenoptera: Braconidae). *Proceeding Hawaii Entomological Society* 15, 115-116.
- HAILEMICHAEL, Y., SCHULTHESS, F., SMITH, J. W. & OVERHOLT, W. A. 1997. Suitability of West African gramineous stemborers for the development of *Cotesia* species (Hymenoptera: Braconidae). *International Journal of Tropical Insect Science*, 17, 89-95.
- HAMZA, A. A. 2010. Taxonomie et diagnostic des espèces de *Xanthomonas* associées à la gale bactérienne de la tomate et des *Capsicum spp.*: situation dans les Îles du Sud Ouest de l'océan Indien. Thèse de doctorat. Université de la Réunion., 245.
- HARAMOTO, F. H. 1957. Observations on the biology of *Opius oophilus* Fullaway (Braconidae: Hymenoptera). In *Proceedings of the 8th Pacific Science Congress*, 3, 1275-1289.
- HARAMOTO, F. H. & BESS, H. A. 1970. Recent studies on the abundance of the oriental and Mediterranean fruit flies and the status of their parasites. In *Proc. Hawaii. Entomol. Soc*, 20, 551-566.
- HARDY, D.E. 1973. *The fruit flies (Tephritidae-Diptera) of Thailand and bordering countries*, Honolulu: Entomology Department, Bernice P. Bishop Museum, Pacific Insects Monograph 353 pages.
- HARRIS, E. J. & BAUTISTA, R. C. 1996. Effects of fruit fly host, fruit species, and host egg to female parasitoid ratio on the laboratory rearing of *Biosteres arisanus*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 79, 187-194.
- HASSANI-EL-BARWANE, M. 2010. *Le système foncier comorien de 1841 à 1975*, History. Thèse de Doctorat nouveau regime en histoire contemporaine. Université de La Réunion. 340 pages.
- HASSANI, I. M., YOUSOUFA, M. A., ISSIMAILA, M. A., CHADHOULIATI, A. C., BOROWIEC, N., QUILICI, S., OLLIVIER, L., DELVARE, G. & REYNAUD, B. 2013. Programme de lutte biologique contre l'aleurode du cocotier aux Comores : *Aleurotrachelus atratus* Hempel. 21-11-2013 ed. Saint-Pierre, La Réunion: Biodiversité et Agriculture dans l'Océan Indien.
- HERFAUT, J. 2005. Suivi statistique de la pêche artisanale mahoraise: Effet de la pêche, captures et CPUE en 2005, Mayotte INENV. *Fisheries Centre Research Reports*, 23, 1-171.
- ISABIRYE, B. E., AKOL, A. M., MAYAMBA, A., NANKINGA, C. K. & RWOMUSHANA, I. 2015. Species composition and community structure of fruit flies (Diptera: Tephritidae) across major mango-growing regions in Uganda. *International Journal of Tropical Insect Science*, 35, 69-79.
- KAPATOS, E. T. & FLETCHER, B. S. 1986. Mortality factors and life budgets for immature stages of the olive fly, *Dacus oleae* (Gmel) (Diptera, Tephritidae), in Corfu. *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie*, 102, 326-342.
- KAPOOR, V. C. & AGARWAL, M. L. 1983. Fruit flies and their natural enemies in India. In, fruit flies of economic importance, ed. *Trans. ent. Soc. London*, 412-418.
- KASSIM, M., SOILIH, A., PRICE, N. & SEEWORUTHUN, I. Les mouches des fruits à la république fédérale islamique des Comores. *Proceedings of the Indian Ocean*

- Commission, Regional Fruit Fly Symposium. Mauritius: Indian Ocean Commission, 2000. 71-72.
- KEISER, I., KOBAYASHI, R. M., MIYASHITA, D. H., HARRIS, E. J., SCHNEIDER, E. L. & CHAMBERS, D. L. 1974. Suppression of Mediterranean fruit flies by Oriental fruit flies in mixed infestations in guava. *Journal of Economic Entomology*, 67, 355-60.
- KHAMIS, F. M., MASIGA, D. K., MOHAMED, S. A., SALIFU, D., DE MEYER, M. & EKESI, S. 2012. Taxonomic identity of the invasive fruit fly pest, *Bactrocera invadens*: concordance in morphometry and DNA barcoding. *Plos One*, 7.
- KNIPLING, E. F. 1992. Principles of insect parasitism analyzed from new perspectives. Practical implications for regulating insect populations by biological means *Agriculture Handbook-United States Department of Agriculture*, 693.
- KOLAR, C. S. & LODGE, D. M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 199-204.
- LAWRENCE, P. O. 1990. The biochemical and physiological effects of insect hosts on the development and ecology of their insect parasites - an overview. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 13, 217-228.
- LEFEUVRE, P., MARTIN, D. P., HOAREAU, M., NAZE, F., DELATTE, H., THIERRY, M., VARSANI, A., BECKER, N., REYNAUD, B. & LETT, J. M. 2007. Begomovirus 'melting pot' in the south-west Indian Ocean islands: molecular diversity and evolution through recombination. *Journal of General Virology*, 88, 3458-3468.
- LIQUIDO, N. J., SHINODA, L. A. & CUNNINGHAM, R. T. 1991. Host plants of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) : an annotated world review. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, 77, 1-52.
- LONI, A. 1997. Developmental rate of *Opius concolor* (Hymenoptera: Braconidae) at various constant temperatures. *Entomophaga*, 42, 359-366.
- LOPEZ, M., SIVINSKI, J., RENDON, P., HOLLER, T., BLOEM, K., COPELAND, R., TROSTLE, M. & ALUJA, M. 2003. Colonization of *Fopius ceratitivorus*, a newly discovered African egg-pupal parasitoid (Hymenoptera : Braconidae) of *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae). *Florida Entomologist*, 86, 53-60.
- LOUETTE, M., MEIRTE, D. & JOCQUE, R. 2004. *La faune terrestre de l'archipel des Comores.*, Studies in Afrotropical Zoology (MRAC, Tervuren). 293. 1-456 pages.
- LUX, S. A., COPELAND, R. S., WHITE, I. M., MANRAKHAN, A. & BILLAH, M. K. 2003. A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Insect Science and its Application*, 23, 355-361.
- MACFARLANE, J. R., EAST, R. W., DREW, R. A. I. & BETLINSKI, G. A. 1987. Dispersal of irradiated Queensland fruit flies, *Dacus tryoni* (Froggatt) (Diptera, Tephritidae), in Southeastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 35, 275-281.
- MALACRIDA, A. R., GOMULSKI, L. M., BONIZZONI, M., BERTIN, S., GASPERI, G. & GUGLICLMINO, C. R. 2007. Globalization and fruit fly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica*, 131, 1-9.
- MANSELL, M. 2006. Preliminary report on a visit to Madagascar to evaluate trap-catches from a survey of fruit flies (Diptera: Tephritidae) possibly associated with litchis. Unpublished USDA-APHIS Report. 3.
- MERKEL, K. 2014. Patch exploitation behaviour of the tephritid parasitoid *Fopius arisanus*, a candidate for the biological control of mango flies. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften - Dr. rer. nat. - dem Fachbereich 2 Biologie / Chemie der Universität Bremen vorgelegt von.

- MILLS, N. J. 1994. Parasitoid Guilds - Defining the Structure of the Parasitoid Communities of Endopterygote Insect Hosts. *Environmental Entomology*, 23, 1066-1083.
- MILLS, N. J. & GETZ, W. M. 1996. Modelling the biological control of insect pests: A review of host-parasitoid models. *Ecological Modelling*, 92, 121-143.
- MOHAMED, S. A., EKESI, S. & HANNA, R. 2008. Evaluation of the impact of *Diachasmimorpha longicaudata* on *Bactrocera invadens* and five African fruit fly species. *Journal of Applied Entomology*, 132, 789-797.
- MOHAMED, S. A., EKESI, S. & HANNA, R. 2010. Old and new host-parasitoid associations: parasitism of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) and five African fruit fly species by *Fopius arisanus*, an Asian opiine parasitoid. *Biocontrol Science and Technology*, 20, 183-196.
- MOHAMED, S. A. & MICHELINE, D. 1993. *Diagnostic de l'état de l'environnement aux Comores* [Online]. S.I., Direction générale de l'environnement, KM. Available: <https://portals.iucn.org/library/node/6808> [Accessed].
- MOKWELE, J. 2012. Identification, current status and economic importance of *Bactrocera invadens*. 1-18.
- MOLLES, M. C. 2006. Ecology concepts and applications. McGraw-Hill.
- MWATAWALA, M., DE MEYER, M., MAKUNDI, R. & MAERERE, A. 2006a. Seasonality and host utilization of the invasive fruit fly, *Bactrocera invadens* (Dipt., Tephritidae) in central Tanzania. *Journal of Applied Entomology*, 130, 530-537.
- MWATAWALA, M., DE MEYER, M., MAKUNDI, R. & MAERERE, A. 2009. Host range and distribution of fruit-infesting pestiferous fruit flies (Diptera, Tephritidae) in selected areas of Central Tanzania. *Bulletin of entomological research*, 99, 629-641.
- MWATAWALA, M., DE MEYER, M., WHITE, I. M., MAERERE, A. & MAKUNDI, R. H. 2007. Detection of the solanum fruit fly, *Bactrocera latifrons* (Hendel) in Tanzania (Dipt., Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, 131, 501-503.
- MWATAWALA, M. W., DE MEYER, M., MAKUNDI, R. H. & MAERERE, A. P. 2006b. Biodiversity of fruit flies (Diptera, Tephritidae) in orchards in different agro-ecological zones of the Morogoro region, Tanzania. *Fruits*, 61, 321-332.
- MWATAWALA, M. W., WHITE, I. M., MAERERE, A. P., SENKONDO, F. J. & DE MEYER, M. 2004. A new invasive *Bactrocera* species (Diptera : Tephritidae) in Tanzania. *African Entomology*, 12, 154-156.
- NEILSON, W. 1964. Some effects of relative humidity on development of pupae of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* (Walsh). *Canadian Entomologist*, 96, 810-811.
- NEWELL, I. & HARAMOTO, F. 1968. Biotic factors influencing populations of *Dacus dorsalis* in Hawaii. *Proceeding of Hawaiian Entomology Society*, 20, 81-139.
- NORRBOM, A., CARROLL, L., THOMPSON, F., WHITE, I. & FREIDBERG, A. 1999. Systematic database of names. *Fruit fly expert identification system and systematic information database. Myia* (1998), 9, 65-251.
- OUEDRAOGO, S. N. 2011. *Dynamique spatio temporelle des mouches des fruits (Diptera, Tephritidae) en fonction des facteurs biotiques et abiotiques dans les vergers de manguiers de l'ouest du Burkina Faso*, Thèse de doctorat, Spécialité Ecophysiologie, Université de Paris Est. 184 pages.
- OUNA, E. A. 2011. *Entomopathogenicity of hyphomycete fungi to fruit fly Bactrocera invadens (Diptera: Tephritidae) and their potential for biological control on mango*. . 116 pages.
- OUNA, E. A., BIRGEN, J. & EKESI, S. 2010. Entomopathogenicity of hyphomycete fungi to fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera Tephritidae) and their potential for biological

- control on mango. Second ruforum biennial meeting 20 - 24 September 2010, Entebbe, Uganda.
- OVRUSKI, S., SCHLISERMAN, P. & ALUJA, M. 2003. Native and introduced host plants of *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) in Northwestern Argentina. *Journal of Economic Entomology*, 96, 1108-1118.
- PALACIO, I. P., IBRAHIM, A. G. & IBRAHIM, R. 1991. Interspecific competition among Opiine parasitoids of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Philippine Entomologist*, 8, 1087-1097.
- PIMENTEL, D., ZUNIGA, R. & MORRISON, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52, 273-288.
- PROKOPY, R. J. & ROITBERG, B. D. 1984. Foraging behavior of true fruit flies. *American Scientist*, 72, 41-49.
- PURCELL, M. F., JACKSON, C. G., LONG, J. P. & BATCHELOR, M. A. 1994. Influence of guava ripening on parasitism of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera, Tephritidae), by *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera, Braconidae) and Other Parasitoids. *Biological Control*, 4, 396-403.
- QUILICI, S. 1996. *Rapport de Mission à Mayotte du 22 au 26/07/1996. Unpublished CIRAD-FLHOR Réunion report*. 25 pages.
- QUILICI, S., DUYCK, P. F., ROUSSE, P., GOURDON, F., SIMIAND, C. & FRANCK, A. 2005. La mouche de la pêche sur mangue, goyave, etc. A La Réunion, évolution des recherches et des méthodes de lutte. *Phytoma-La Défense des Végétaux*, 584, 44-47.
- QUILICI, S. & JEUFFRAULT, E. 2001. Plantes-hôtes des mouches des fruits: Maurice, Réunion, Seychelles. *PRF/COI, Imp. Graphica, La Réunion*.
- QUIMIO, G. M. & WALTER, G. H. 2001. Host preference and host suitability in an egg-pupal fruit fly parasitoid, *Fopius arisanus* (Sonan) (Hym., Braconidae). *Journal of Applied Entomology*, 125, 135-140.
- RAMADAN, M. M., WONG, T. T. Y. & BEARDSLEY, J. W. 1992. Reproductive behavior of *Biosteres arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of the oriental fruit fly. *Biological Control*, 2, 28-34.
- RAOELJAONA, J. C. Y., RAOLJAONA, A. R., RATOvonomenjanahary, T. Z., BRUNET, C., DE MEYER, M., VAYSSIÈRES, J.-F. & QUILICI, S. 2012. Situation of *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Madagascar (Abstract). 2nd international team meeting, Kolymbari (Greece). 141.
- RICE, R. E., PHILLIPS, P. A., STEWART-LESLIE, J. & SIBBETT, G. S. 2003. Olive fruit fly populations measured in central and southern California. *California Agriculture*, 57, 122-127.
- ROCHA, K. L., MANGINE, T., HARRIS, E. J. & LAWRENCE, P. O. 2004. Immature stages of *Fopius arisanus* (Hymenoptera : Braconidae) in *Bactrocera dorsalis* (Diptera : Tephritidae). *Florida Entomologist*, 87, 164-168.
- ROUSSE, P. 2007. *Spécificité parasitaire et sélection de l'hôte chez un parasitoïde ovo-pupal de mouches des fruits Tephritidae* Thèse présentée à l'Université de La Réunion pour obtenir le diplôme de doctorat. Discipline: Biologie Animale, Ecole Doctorale Interdisciplinaire. Université de la Réunion. Faculté des Sciences et Technologies. 166 pages.
- ROUSSE, P., EJ HARRIS & QUILICI, S. 2005. *Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Information - researchgate.net*.

- ROUSSE, P., GOURDON, F. & QUILICI, S. 2006. Host specificity of the egg pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera : Braconidae) in La Reunion. *Biological Control*, 37, 284-290.
- ROUSSE, P., GOURDON, F., ROUBAUD, M., CHIROLEU, F. & QUILICI, S. 2009. Biotic and abiotic factors affecting the flight activity of *Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of fruit fly pests. *Environmental Entomology*, 38, 896-903.
- RWOMUSHANA, I., EKESI, S., GORDON, I. & OGOL, C. K. P. O. 2008a. Host plants and host plant preference studies for *Bactrocera invadens* (Diptera : Tephritidae) in Kenya, a new invasive fruit fly species in Africa. *Annals of the Entomological Society of America*, 101, 331-340.
- RWOMUSHANA, I., EKESI, S., OGOL, C. K. P. O. & GORDON, I. 2008b. Effect of temperature on development and survival of immature stages of *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, 132, 832-839.
- SALT, G. 1938. Experimental studies in insect parasitism. VI.—*Host suitability*. *Bulletin of entomological research*, 29, 223-246.
- SCHUTZE, M. K., AKETARAWONG, N., AMORNSAK, W., ARMSTRONG, K. F., AUGUSTINOS, A. A., BARR, N., BO, W., BOURTZIS, K., BOYKIN, L. M. & CACERES, C. 2015. Synonymization of key pest species within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae): taxonomic changes based on a review of 20 years of integrative morphological, molecular, cytogenetic, behavioural and chemoecological data. *Systematic Entomology*, 40, 456-471.
- SEEWORUTHUN, S. I., PERMALLOO, S., SOOKAR, P., SOONNOO, A. R., PRICE, N. S. & SEEWORUTHUN, I. 2000. The oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* eradicated from Mauritius. In *proceedings of the Indian Ocean commission, regional fruit fly symposium, flic en flac*. Mauritius: Indian Ocean Commission.
- SHELLY, T., NISHIMOTO, J., DIAZ, A., LEATHERS, J., WAR, M., SHOEMAKER, R., AL-ZUBAIDY, M. & JOSEPH, D. 2010. Capture Probability of Released Males of Two *Bactrocera* Species (Diptera: Tephritidae) in Detection Traps in California. *Journal of Economic Entomology*, 103, 2042-2051.
- SIME, K. R., DAANE, K. M., WANG, X. G., JOHNSON, M. W. & MESSING, R. H. 2008. Evaluation of *Fopius arisanus* as a biological control agent for the olive fruit fly in California. *Agricultural and Forest Entomology*, 10, 423-431.
- SINZOGAN, A. A. C., VAN MELE, P. & VAYSSIERES, J. F. 2008. Implications of on-farm research for local knowledge related to fruit flies and the weaver ant *Oecophylla longinoda* in mango production. *International Journal of Pest Management*, 54, 241-246.
- SIVINSKI, J. M. 1996. The past and potential of biological control of fruit flies. *Fruit Fly Pests*, 369-375.
- SMITH, E. S. C. 1977. Studies on biology and commodity control of banana fruit fly, *Dacus musae* (Tryon), in Papua-New-Guinea. *Papua New Guinea Agricultural Journal*, 28, 47-56.
- STEINER, L. F., MITCHELL, W. C. & BAUMHOVER, A. H. 1962. Progress of fruit-fly control by irradiation sterilization in Hawaii and the Marianas Islands. *The International Journal of Applied Radiation and Isotopes*, 13, 427-434.
- STRAUSS, S. Y., LAU, J. A. & CARROLL, S. P. 2006. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Ecology letters*, 9, 357-374.
- SYED, R. 1969. Studies on the ecology of some important species of fruit flies and their natural enemies in West Pakistan. *Agriculture Bureau, Farnham Royal, Slough, UK*, 20.

- VAN DEN BOSCH, R. & HARAMOTO, F. H. 1951. *Opius oophilus* Fullaway, an egg-larval parasite of the Oriental fruit fly discovered in Hawaii. *Hawaiian Entomological Society*, 14, 251-255.
- VAN LENTEREN, J. C. 1986. Parasitoids in the greenhouse: Successes with seasonal inoculative release systems. In: *Insect parasitoids*. Ed. by Waage J, Greathead D, Academic Press, London, 341-374.
- VAN MELE, P., VAYSSIERES, J. F., ADANDONON, A. & SINZOGAN, A. 2009. Ant cues affect the oviposition behaviour of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Physiological Entomology*, 34, 256-261.
- VARGAS, R. I., LEBLANC, L., PUTOA, R. & EITAM, A. 2007. Impact of introduction of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) and classical biological control releases of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on economically important fruit flies in French Polynesia. *Journal of economic entomology*, 100, 670-679.
- VARGAS, R. I., LEBLANC, L., PUTOA, R. & PINERO, J. C. 2012. Population dynamics of three *Bactrocera* spp. fruit flies (Diptera: Tephritidae) and two introduced natural enemies, *Fopius arisanus* (Sonan) and *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), after an invasion by *Bactrocera dorsalis* (Hendel) in Tahiti. *Biological Control*, 60, 199-206.
- VARGAS, R. I., RAMADAN, M., HUSSAIN, T., MOCHIZUKI, N., BAUTISTA, R. C. & STARK, J. D. 2002. Comparative demography of six fruit fly (Diptera : Tephritidae) parasitoids (Hymenoptera : Braconidae). *Biological Control*, 25, 30-40.
- VARGAS, R. I., STARK, J. D., PROKOPY, R. J. & GREEN, T. A. 1991. Response of oriental fruit fly (Diptera, Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera, Braconidae) to different color spheres. *Journal of Economic Entomology*, 84, 1503-1507.
- VARGAS, R. I., STARK, J. D., UCHIDA, G. K. & PURCELL, M. 1993. Opiine parasitoids (Hymenoptera, Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera, Tephritidae) on Kauai island, Hawaii - Islandwide relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environmental Entomology*, 22, 246-253.
- VARGAS, R. I., WALSH, W. A. & NISHIDA, T. 1995. Colonization of newly planted coffee fields: dominance of Mediterranean fruit fly over Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 88, 620-627.
- VAYSSIÈRES, J.-F., GOERGEN, G., LOKOSSOU, O., DOSSA, P. & AKPONON, C. 2005. A new *Bactrocera* species in Benin among mango fruit fly (Diptera: Tephritidae) species. *Fruits*, 60, 371-377.
- VERA, M. T., RODRIGUEZ, R., SEGURA, D. F., CLADERA, J. L. & SUTHERST, R. W. 2002. Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. *Environmental entomology*, 31, 1009-1022.
- VITOUSEK, P. M., DANTONIO, C. M., LOOPE, L. L. & WESTBROOKS, R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468-478.
- WANG, X. G. & MESSING, R. H. 2003a. Egg maturation in the parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera : Braconidae): Do host-associated stimuli promote ovarian development? *Annals of the Entomological Society of America*, 96, 571-578.
- WANG, X. G. & MESSING, R. H. 2003b. Intra- and interspecific competition by *Fopius arisanus* and *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera : Braconidae), parasitoids of tephritid fruit flies. *Biological Control*, 27, 251-259.

- WANG, X. G., MESSING, R. H. & BAUTISTA, R. C. 2003. Competitive superiority of early acting species: A case study of opiine fruit fly parasitoids. *Biocontrol Science and Technology*, 13, 391-402.
- WATERHOUSE, D. 1993. The major arthropod pests and weeds of agriculture in Southeast Asia. *ACIAR*.
- WELDON, C. W., BOARDMAN, L., MARLIN, D. & TERBLANCHE, J. S. 2016. Physiological mechanisms of dehydration tolerance contribute to the invasion potential of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) relative to its less widely distributed congeners. *Frontiers in Zoology*, 13.
- WHARTON, R. A. 1988. Classification of the braconid subfamily Opiinae (Hymenoptera). *Canadian Entomologist*, 120, 333-360.
- WHARTON, R. A. 1989. Classical biological control of fruit infesting tephritidae. *Fruit flies: their biology, natural enemies and control*. Elsevier: Amsterdam, The Netherlands 303-311.
- WHARTON, R. A. 1997. Subfamily Opiinae. *Manual of the new world genera of the family*
- WHARTON, R. A. 1999. A review of the old world genus *Fopius* Wharton (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae), with description of two new species reared from fruit-infesting Tephritidae (Diptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 8, 48-64.
- WHARTON, R. A. & GILSTRAP, F. E. 1983. Key to and status of Opiine braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitis* and *Dacus* sl (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 76, 721-742.
- WHARTON, R. A., QUILICI, S., HURTREL, B. & MERCADO, I. 1999. The status of two species of *Psytalia* Walker (Hymenoptera : Braconidae : Opiinae) reared from fruit infesting Tephritidae (Diptera) on the Indian Ocean Islands of Reunion and Mauritius. *African Entomology*, 7, 85-90.
- WHARTON, R. A., TROSTLE, M. K., MESSING, R. H., COPELAND, R. S., KIMANI-NJOGU, S. W., LUX, S., OVERHOLT, W. A., MOHAMED, S. & SIVINSKI, J. 2000. Parasitoids of medfly, *Ceratitis capitata*, and related tephritids in Kenyan coffee: a predominantly koinobiont assemblage. *Bulletin of Entomological Research*, 90, 517-526.
- WHITE, I. M. 2006. Taxonomy of the Dacina (Diptera: Tephritidae) of Africa and the Middle East. *African Entomology: Memoir 2: Special Issue 2*, p. 1-156.
- WHITE, I. M., COPELAND, R. S. & HANCOCK, D. L. 2003. Revision of the Afrotropical genus *Trirhithrum* Bezzi (Diptera: Tephritidae). *Cimbebasia*, 71-137.
- WHITE, I. M., DE MEYER, M. & STONEHOUSE, J. 2000. A review of the native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion, Rodrigues and Seychelles. In: Price, N.S. & Seewooruthum, I., eds, Proceedings of the Indian Ocean commission, regional fruit fly symposium. Mauritius: Indian Ocean Commission., 15-21.
- WHITE, I. M. & ELSON-HARRIS, M. M. 1992. *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*, CAB International.
- WHITE, I. M. & GOODGER, K. 2009. African *Dacus* (Diptera: Tephritidae); new species and data, with particular reference to the Tel Aviv University Collection. *Zootaxa*, 1-49.
- WONG, T. T. Y., MOCHIZUKI, N. & NISHIMOTO, J. I. 1984. Seasonal abundance of parasitoids of the Mediterranean and Oriental fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Kula area of Maui, Hawaii. *Environmental Entomology*, 13, 140-145.
- WORLD BANK 2008. World development report 2008 : agriculture for development. Washington, DC: World Bank.

- WUSTER, G. 2005. Inventaire des organismes nuisibles aux Comores (phytopathologie). *Rapport de mission, Programme Régional de la Protection des Végétaux*, 187.
- YAO, A., HSU, Y. & LEE, W. 1977. Moving abilities of sterile Oriental Fruit Fly (Diptera: Tephritidae). *Natl Sci Counc Monthly (Taiwan)*, 5, 668-673.
- YOKOYAMA, V. Y., MILLER, G. T., STEWART-LESLIE, J., RICE, R. E. & PHILLIPS, P. A. 2006. Olive fruit fly (Diptera : Tephritidae) populations in relation to region, trap type, season, and availability of fruit. *Journal of Economic Entomology*, 99, 2072-2079.
- ZENIL, M., LIEDO, P., WILLIAMS, T., VALLE, J., CANCINO, J. & MONTOYA, P. 2004. Reproductive biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera : Braconidae) on *Ceratitis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera : Tephritidae). *Biological Control*, 29, 169-178.

Annexe 1

Publications :

Mes travaux de recherche ont donné lieu à deux publications et à quatre communications :

- Mze Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L.H., Delatte, H., Chiroleu, F., Allibert, A., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck, P.F. (2016) Invasion by *Bactrocera dorsalis* and niche partitioning among tephritid species in Comoros. *Bulletin of Entomological Research*, 106: 749-758
- Mze Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L.H., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck, P.F. Dominance of the invasive *Bactrocera dorsalis* among tephritids in host fruits in Comoros. *Bulletin of Entomological Research*. Soumis le 04 Novembre 2016

Communication aux Congrès

- Mze Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L.H., Delatte, H., Chiroleu, F., Allibert, A., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck, P.F. 2016. Population dynamics and niche partitioning between invasive tephritids in Comoros. Communication orale, Troisième symposium international sur les mouches des fruits, pour les pays d'Europe, d'Afrique et du Moyen-Orient : 11-14 Avril 2016 à Stellenbosch, Afrique du Sud
- Mze Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L.H., Delatte, H., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck. 2016. Dynamique des populations des Tephritidae, gamme de plantes-hôtes et contrôle de *B. dorsalis* par *F. arisanus* aux Comores. Communication orale, copil EpiBio : 21 octobre 2016 à St-Pierre, La Réunion
- Mze Hassani, I., Raveloson-Ravaomanarivo, L.H., Delatte, H., Chiroleu, F., Allibert, A., Nouhou, S., Quilici, S. & Duyck, P.F. 2016. Population dynamics and niche partitioning between invasive tephritids in Comoros. Communication orale, Deuxième édition des journées scientifiques, à l'Université des Comores, 05 mai 2016 à Moroni-Comores
- Mze Hassani, I. & Nouhou, S, 2014. La gestion agroécologique contre les mouches des fruits et légumes aux Comores. Communication orale, sur une conférence nationale pour la fête de la science intitulée la Nature comme modèle : 14 novembre 2014 à l'Alliance Française de Moroni Comores

LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné(e) ISSA MZE HASSANI,
en ma qualité de doctorant(e) de l'Université de La Réunion, déclare être conscient(e) que le
plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la
propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes
sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la
rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est
susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à St-Pierre, le (date) 16/12/2016

Signature :



Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.